DAS SEHEN DER NIEDEREN TIERE.

VON

PROF. DR. RICHARD HESSE
PRIVATDOZENTEN DER ZOOLOGIE IN TÜBINGEN.

ERWEITERTE BEARBEITUNG EINES AUF DER 79. VERSAMMLUNG DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE ZU DRESDEN 1907 GEHALTENEN VORTRAGS.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1908.

Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Von Dr. Paul Jensen, Prof. an der Universität Breslau. Mit 5 Fig. im Text. 1907. Preis: 5 Mark.

Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie. Von Dr. Heinrich Ernst Ziegler, Prof. an der Universität Jena. Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Hamburg am 26. September 1901. Mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. 1902. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Regeneration und Transplantation. Von E. Korschelt, Prof. an der Universität in Marburg. Mit 144 Textfiguren. 1907. Preis: 7 Mark.

Die Vererbungslehre in der Biologie. Von Dr. Heinrich Ernst Ziegler, Prof. an der Universität Jena. Mit 9 Figuren im Text und 2 Tafeln. 1905. Preis: 2 Mark.

Vererbung und Chromosomen. Vortrag gehalten am 27. September 1905 in der Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Meran. Von Dr. Karl Heider, Prof. der Zoologie in Innsbruck. Mit 40 teilweise farbigen Figuren im Text. 1906. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Beitrag zur Theorie der Licht- und Farbenempfindung auf anatomisch-physikalischer Grundlage. Von Prof. Dr. E. Raehlmann in Weimar. Mit 16 Figuren im Text. 1907. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie. Von Willibald A. Nagel, Privatdozent der Physiologie in Freiburg i. B. Mit 3 Textfiguren. 1896. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Von Dr. E. Mach, em. Prof. an der Universität Wien. Mit 36 Abbildungen. Fünfte vermehrte Auflage. 1906. Preis: 5 Mark.

Die Spiele der Tiere. Von Karl Groos. Zweite umgearbeitete Auflage. 1907. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

Deutsche Literaturzeitung vom 6. Juni 1896 (über die erste Auflage):

Das vorliegende Werk gehört zu den besten Arbeiten, die diese neue Richtung (der Ästhetik) hervorgebracht hat, und die Leistung des Verfassers ist um so rühmlicher, als sie ein erster Versuch auf einem bisher fast ganz vernachlässigten Gebiete ist. Denn um die Spiele der Tiere hat sich die Biologie beinahe ebenso wenig gekümmert als die Ästhetik. Beide Wissenschaften sind Groos für sein Buch zum Danke verpflichtet.

Sinnesorgane. Abteilung I Haut (Integumentum commune). Von weil. Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock. Mit 117 teilweise farbigen Abbildungen im Text. 1897. Preis: 5 Mark.

Morphologie und Biologie der Zelle. Von Dr. Alexander Gurwitsch, Privatdozent der Anatomie in Bern. Mit 239 Abbildungen im Text. Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark.

DAS SEHEN DER NIEDEREN TIERE.

VON

PROF. DR. RICHARD HESSE
PRIVATDOZENTEN DER ZOOLOGIE IN TÜBINGEN.

ERWEITERTE BEARBEITUNG EINES AUF DER
79. VERSAMMLUNG DEUTSCHER NATURFORSCHER UND
ÄRZTE ZU DRESDEN 1907 GEHALTENEN VORTRAGS.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1908.

Wenn wir bei niederen Tieren von „Sehen" sprechen, so dürfen wir nicht vergessen, daß der Vorgang, den wir damit bezeichnen, von dem Vorgang beim Sehen des Menschen in vielen Stücken erheblich abweicht. Vor allem müssen wir dabei ganz von den psychischen Parallelvorgängen absehen, die in den Ausdruck „Sehen" ebenso wie in die Bezeichnungen der anderen Sinnesfunktionen beim Menschen mit einbegriffen werden. Das psychische Geschehen ist uns nur durch die Selbstbeobachtung bekannt. Zwar ist der Schluß völlig berechtigt, daß auch bei anderen Menschen ein Wahrnehmen, ein Empfinden vorhanden ist. Ob und wie weit aber solche Bewußtseinsvorgänge auch bei den Tieren, insbesondere bei den niederen Tieren vorkommen, das kann nicht Gegenstand naturwissenschaftlicher Untersuchung sein, und deshalb können wir darüber nichts bestimmtes aussagen. Wir sind in unserer Beobachtung ganz auf das körperliche Geschehen beschränkt. Aber auch dieses ist bei dem Sehen der niederen Tiere in vieler Beziehung anders, weniger mannigfaltig im ganzen, einfacher in den Einzelvorgängen. Das ergibt sich mit Sicherheit aus der Einfachheit des Baues der betreffenden Sehorgane.

Um dieser Verschiedenheit einen stärkeren Ausdruck zu geben, ist in jüngster Zeit der Versuch gemacht, besondere Ausdrücke neu zu schaffen für die Vorgänge, die mit der Reizung der Sinnesorgane bei den Tieren zusammenhängen [Beer, Bethe, v. Uexküll[1])]. Eine solche Neubenennung auf physiologischem Gebiet erscheint mir ebenso berechtigt, wie etwa in der vergleichenden Anatomie die Einführung des Namens „Nephridium" für gewisse Exkretionsorgane niederer Tiere, die man früher als Nieren bezeichnete. Um allgemeiner verständlich zu sein, ziehe ich es jedoch vor, mit neuen Worten so sparsam als irgend möglich umzugehen; vor allem werde ich den Ausdruck „Sehen" auch für niedere Tiere beibehalten, dabei aber seine Bedeutung erweitern und durch eine angemessene Definition festlegen.

Eine solche Definition für Sehen im weitesten Sinne, unter Ausschluß der psychischen Parallelvorgänge, hat schon 1869 Max Schultze[22]) gegeben: „Sehen ist die Umwandlung derjenigen Bewegung, auf welcher das Licht beruht, in eine andere Bewegung, die wir Nervenleitung nennen". In diesem Sinne soll im folgenden von Sehen gesprochen werden. Dementsprechend werden die lichtrezipirenden Sinneszellen als Sehzellen und die durch ihre Zusammenordnung gebildeten Organe als Sehorgane bezeichnet; die Gesamtheit der Sehorgane bezw. der einzeln gelegenen Sehzellen bei einem Tiere heiße Sehapparat.

Es können natürlich verschiedene Stufen des Sehens unterschieden werden. Das Sehen wird um so vollkommener sein, je größer die quantitative und lokale Verschiedenheit der Nervenerregungen ist, die sich nebeneinander im Sehapparat und den damit verbundenen Teilen des zentralen Nervensystems abspielen. Man kann demnach von Helldunkelsehen sprechen, wenn nur durch die wechselnde Intensität des Lichtes eine Verschiedenheit des Erregungsvorganges bedingt wird, während die Richtung der Lichtquelle oder ihre Entfernung oder ihre Gestalt ohne Einfluß auf ihn bleiben. Als Richtungssehen bezeichnet man den Sehvorgang, wenn je nach der Lage der Lichtquelle im Verhältnis zum Sehapparat ein charakteristischer Unterschied in der Gesamtheit des Erregungsverlaufes eintritt. Ein Bewegungssehen findet dann statt, wenn bei einer bewegten Lichtquelle der Erregungsablauf ein anderer ist als bei einer ruhenden oder einer in anderer Richtung bewegten. Entfernungssehen kommt zustande, wenn eine konstante Verschiedenheit der Erregungen bedingt wird durch die verschiedene Entfernung der Lichtquelle. Beim Formsehen oder Bildsehen schließlich wird eine Verschiedenheit in der Form der Lichtquelle, d. h. in ihrem Umriß und in ihrer Modellierung, auch zu einer entsprechenden Verschiedenheit in der Gesamtheit des Erregungsvorganges führen.

Anders ist es mit dem Farbensehen. Dieses ist unabhängig von der Anordnung der Sehzellen zum Sehorgan und der Sehorgane zum Sehapparat, und beruht vielmehr auf einer bestimmten Eigentümlichkeit der Sehzellen. Wir sind aber nicht imstande, einer

Sehzelle anzusehen, ob sie für Ätherwellen von bestimmter Länge spezialisiert ist, oder ob gar die quantitativ verschiedenen Reize durch Licht von wechselnder Wellenlänge auch verschiedene Erregungen bei ihr zur Folge haben. Im übrigen sind unsere Kenntnisse vom Farbensehen so gering, und die Ansichten und Theorien über dasselbe so unsicher, daß im folgenden besser von Erörterungen über Farbensehen fast ganz abgesehen wird.

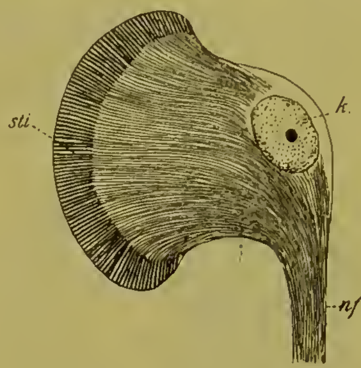


Fig. 1.
Sehzelle von *Planaria torva*; schematisch. *sti* Stiftchensaum; *k* Kern; *nf* Nervenfortsatz.

Welche von diesen Abstufungen des Sehens für ein Tier zutrifft, dafür haben wir in den allermeisten Fällen keinen anderen Anhaltspunkt als die Bauverhältnisse der einzelnen Sehorgane und deren Zusammenordnung zum ganzen Sehapparat. Nur in seltenen Fällen hat bisher das Experiment zur Entscheidung der Frage einsetzen können.

Allen Sehorganen, die wir mit Sicherheit als solche kennen, ist ein Bestandteil gemeinsam: das sind die rezipierenden Sinneszellen, die Sehzellen. Die Sehzellen sind stets primäre Sinneszellen, d. h. jede Zelle steht in ununterbrochenem Zusammenhange mit einer Nervenfaser, die ein Fortsatz dieser Zelle ist. Als Endapparate der Organe des chemischen Sinnes kennen wir sowohl solche primäre Sinneszellen, als auch sekundäre Sinneszellen, die von Nervenendigungen umsponnen werden, ohne mit ihnen eine anatomische Einheit zu bilden. Als Endapparate in den Tastorganen treffen wir neben primären und sekundären Sinneszellen auch noch freie Nervenendigungen ohne besondere rezipierende Zellen. Im Gegensatz dazu haben die Sehorgane nur diese eine Art von Aufnahmeorganen, nur primäre Sinneszellen.

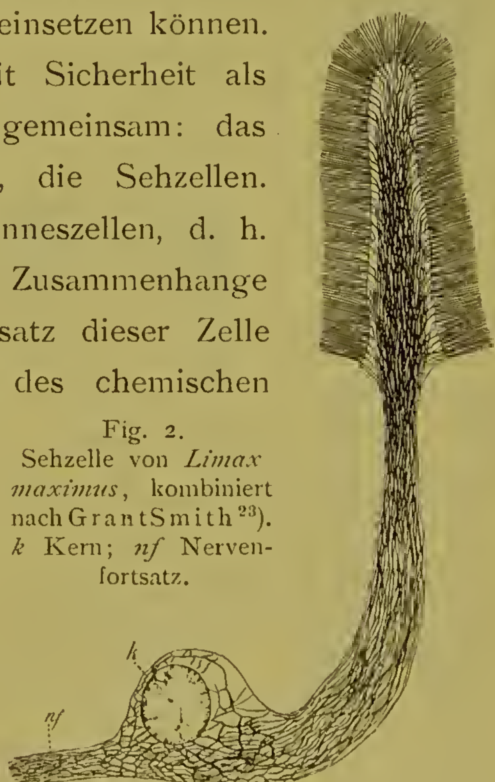


Fig. 2.
Sehzelle von *Limax maximus*, kombiniert nach Grant Smith[23]). *k* Kern; *nf* Nervenfortsatz.

Die Sehzellen sind durch gewisse Einrichtungen gekennzeichnet, die ihnen allen gemeinsam sind. Wir wollen sie zunächst an der Sehzelle eines Strudelwurmes, *Planaria torva* (Fig. 1), kennen lernen. Gegenüber der Stelle, wo der Nervenfortsatz von der Zelle entspringt, ist diese überzogen von einer Kappe, die aus zahlreichen, zur Zelloberfläche senkrecht stehenden Stiftchen zusammengesetzt ist, und die auf Schnitten durch die Zelle als ein Stiftchensaum erscheint. Jedes Stiftchen verlängert sich in eine Fibrille, die den Zelleib durchzieht und in den Nervenfortsatz eintritt. Diese Fibrillen dürfen wir für das leitende Element der Nervenfaser halten, für Neurofibrillen; demnach wären die Stiftchen nichts anders als besonders differenzierte Neurofibrillenenden, die sich vor den Neurofibrillen selbst hauptsächlich durch erhöhte Färbbarkeit und meist durch bedeutendere Dicke auszeichnen. Ganz ähnlich wie bei den im Körperparenchym gelegenen Sehzellen der Planarie ist der Bau einer epithelialen Sehzelle aus dem „Auge" einer unserer Nacktschnecken, *Limax maximus* (Fig. 2); hier ist durch spezifische Färbemethoden sicher dargetan, daß die Stiftchen, aus denen der sogen. Stäbchenmantel besteht, die Enden der Neurofibrillen sind, die im Nervenfortsatz der Sehzelle verlaufen. In einem dritten Falle, der hier angeführt sei, bei dem Röhrenwurm *Branchiomma Köllikeri* (Fig. 3), liegt der Stiftchensaum nicht an der Oberfläche, sondern im Innern der Sehzelle, zwischen Zellkern und Nervenfortsatz.

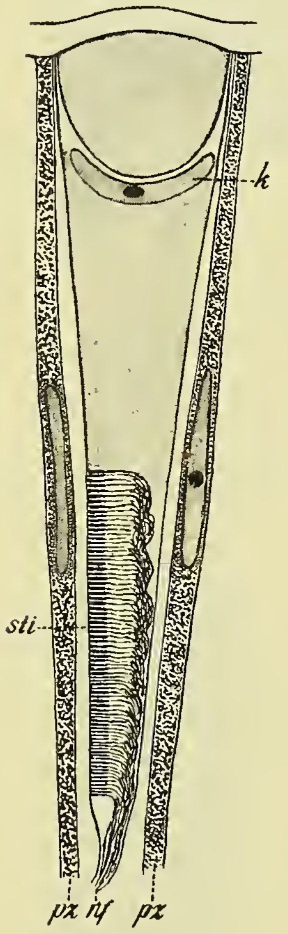


Fig. 3. Einzelocell aus dem zusammengesetzten Kiemenocell von *Branchiomma Köllikeri*, etwas schematisiert. In der Mitte die Sehzelle mit *k* Kern, *sti* Stiftchensaum und *nf* Nervenfortsatz, umgeben von Pigmentzellen *pz*.

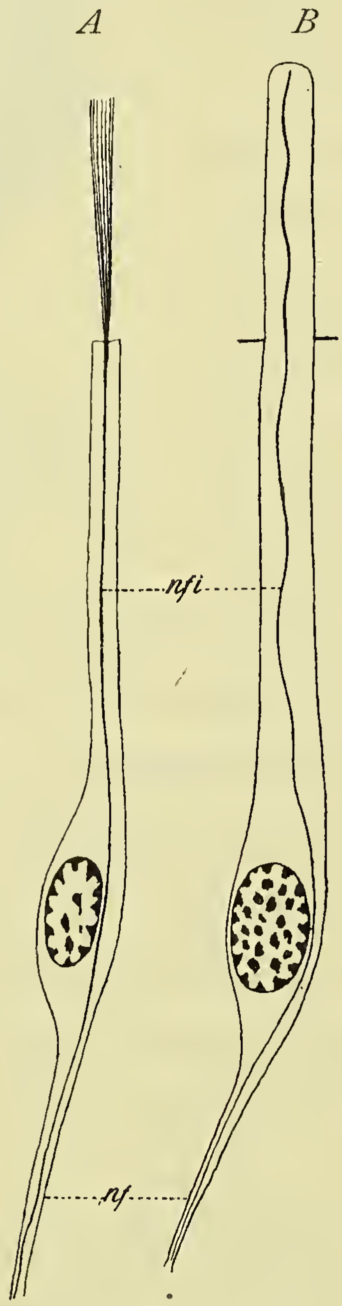


Fig. 4. Sehzellen von *Turbo* *(A)* und *Pecten* *(B)*, schematisch. *nfi* Neurofibrille; *nf* Nervenfortsatz.

Sehzellen mit Stiftchensäumen haben eine überaus weite Verbreitung. Sie kommen überall in den Sehorganen der Plattwürmer vor, dann bei zahlreichen Borstenwürmern, vielleicht auch bei den Egeln, ferner bei vielen Weichtieren und in den Sehorganen des Amphioxus. Auch die sogen. Stäbchen und Rhabdomere in den Sehzellen der Arthropoden sind nichts anderes als Stiftchensäume, deren Stiftchen oft zu einem einheitlichen Stab von nahezu kutikularer Konsistenz verbacken sind.

Von den Sehzellen mit Stiftchensäumen führen Übergänge zu einer anderen Modifikation der Sehzellen; solche lassen sich z. B. in der Reihe der Weichtiere nachweisen. Während bei den Lungenschnecken, z. B. bei *Limax*, die Sehzellen mit Stiftchensäumen ausgestattet sind, haben manche Kiemenschnecken des Meeres nur ein ganz dünnes Bündel von Neurofibrillenenden an Stelle des Stiftchensaumes (Fig. 4A) und bei anderen Mollusken, z. B. den Kammuscheln (*Pecten*) sind die Sehzellen (Fig. 4B) nur von einer einzigen Neurofibrille durchzogen, deren Ende im sogen. Stäbchen durch bedeutendere Dicke und erhöhte Färbbarkeit ausgezeichnet ist. Also auch hier modifizierte Neurofibrillenenden, aber in geringerer Anzahl, oft nur je eines in einer Sehzelle. Ähnlich wie die Sehzellen von *Pecten* verhalten sich in dieser Beziehung diejenigen einer Qualle *(Charybdea)*, die der Raubringelwürmer (z. B. *Alciope*) und der Tintenfische. Vielleicht sind auch die drei spiralig verlaufenden Fibrillen, die bei den Wirbeltieren im Innern der Zapfen und zum Teil auch der Stäbchen nachweisbar sind [Hesse[14]], nichts anderes als modifizierte Enden von Neurofibrillen.

Damit ergibt sich für die weit überwiegende Mehrzahl der Sehzellen eine bemerkenswerte Gleichartigkeit im Aufbau: die durch den Nervenfortsatz eintretenden Neurofibrillen erleiden in der Zelle eine Umwandlung, und treten je nach ihrer Zahl als Stiftchensaum, als Stiftchenbündel oder als vereinzelte, in einem Stäbchen verlaufende Neurofibrillenenden auf. Nur in den Sehzellen der Oligochaeten, also der Regenwürmer und ihrer Verwandten, und in denen der Salpen, konnten solche Bildungen nicht nachgewiesen werden; diese enthalten vielmehr vakuolenartige Gebilde, die vorläufig als Phaosomen be-

zeichnet werden. Sie haben vielleicht dieselbe Bedeutung, wie die umgebildeten Enden der Neurofibrillen.

Das so weit verbreitete, fast allgemeine Vorkommen der umgewandelten Neurofibrillenenden in den Sehzellen legt den Gedanken nahe, daß wir in ihnen Aufnahmeorgane für den Lichtreiz zu sehen haben. Die Ätherwellen, die uns als Licht erscheinen, sind kein allgemeiner Protoplasmareiz, wie mechanische, chemische und thermische Reize es sind. Läßt man sie auf den präparierten Ischiadicus des Frosches oder auf den bloßgelegten Bauchstrang des Regenwurms einwirken, so erhält man keine Reaktion in Form einer Muskelzuckung, auch dann nicht, wenn durch eine Sammellinse die Intensität der Einwirkung erhöht wird. Anders ist es freilich bei der Anwendung der für uns unsichtbaren ultravioletten Strahlen, allerdings von einer Wellenlänge und Intensität, wie sie im Sonnenlicht nicht vorhanden sind; diese werden vom Protoplasma absorbiert und wirken reizend und schädigend auf dasselbe ein [Hertel[12])]. Um dagegen die Strahlen des für uns sichtbaren Lichtes in einen Plasmareiz oder spezieller in einen Nervenreiz zu verwandeln, bedarf es besonderer Vorrichtungen, sogen. Transformatoren. Als solche dienen wahrscheinlich die Stiftchensäume und die verwandten Bildungen, vielleicht auch die Phaosomen.

Modifizierte Neurofibrillenenden sind jedoch nicht die einzig möglichen Transformatoren für Lichtreiz; wir kennen noch einige andere. Bei manchen Seeigeln, die auf Lichtreiz reagieren (*Arbacia*, *Diadema*) wird dieser Reiz durch die gesamte Haut des Körpers aufgenommen [v. Uexküll[24, 25])]. In der Haut findet sich ein purpurfarbener Stoff, der sich im Lichte zersetzt und im Dunkeln neu gebildet wird. Dieser scheint als Transformator zu wirken und den Lichtreiz auf den Nerven zu übertragen, wahrscheinlich in der Weise, daß bei seiner Zersetzung ein Stoff entsteht, der als chemischer Reiz unmittelbar den Nerven beeinflußt. In ähnlicher Weise stellt man sich ja die Bedeutung des Sehpurpurs im menschlichen Auge vor. Morphologisch ist die Haut bei diesen Seeigeln noch nicht untersucht, so daß über die Art der gereizten Endorgane nichts bekannt ist.

Es scheint, daß unter Umständen auch Pigmente als Transformatoren für den Lichtreiz dienen können. Wenn man die Haut von Tintenfischen (*Loligo*) bestrahlt, so tritt eine Erweiterung der Chromatophoren ein, und zwar zucken bei Anwendung von blauem Licht zuerst die gelben, bei gelbem Licht zuerst die violettroten Chromatophoren auf; dies geschieht auch dann, wenn die Tätigkeit der zu den Chromatophoren gehenden Nerven durch Atropinwirkung ausgeschaltet ist. Daß der Lichtreiz durch Pigment auch auf Nervenfasern übertragen werden kann, wird dadurch wahrscheinlich, daß der von Pigment durchsetzte Bauchnervenstrang des Spritzwurms (*Sipunculus nudus*), wenn er mittelst eines Kondensors belichtet wird, eine Muskelzuckung auslöst, im Gegensatze zu dem pigmentfreien Bauchstrang des Regenwurms [Hertel [12])]. Allerdings wurde zu diesen Versuchen Licht von einer Intensität verwendet, die jene des diffussen Tageslichtse weit übertrifft und auch größer ist als die des direkten Sonnenlichts.

Man könnte solche Versuche als Beweis dafür anführen, daß es auch Sehorgane geben kann, in denen ein Pigment als Transformator für den Lichtreiz wirksam wäre. Unter diesen Umständen wäre es dann auch denkbar, daß freie Nervenendigungen als Aufnahmeorgane für den Lichtreiz dienten. Einstweilen aber kennen wir kein solches Sehorgan. Es ist zwar oft die Behauptung aufgestellt worden, daß ein Pigmentfleck mit herantretenden Nerven das einfachste Sehorgan darstellt und daß der dunkle Farbstoff, der in den Sehorganen in so weiter Verbreitung vorkommt, für das Zustandekommen der Erregung wesentlich sei. Aber der oben angeführte Versuch kommt dafür nicht in Betracht, wegen Anwendung besonders hoher Lichtintensitäten. Dann aber läßt sich auch aus andren Gründen mit Sicherheit dartun, daß das Pigment in den Sehorganen unwesentlich ist für die Erregung der Sehzellen.

Erstens sind zahlreiche Fälle bekannt, wo in den Sehorganen das Pigment vollständig fehlt, und zwar sind es Sehzellen der verschiedensten Art, die in solcher Weise ohne Begleitung von Pigment vorkommen. Häufig trifft sich das bei Sehzellen mit Stiftchensäumen: bei dem Strudelwurm *Polycelis* begegnet man zwischen zahlreichen

Pigmentbecherocellen auch Sehzellen ohne Pigmenthülle [Jaenichen [15])] bei *Dialychone*, einem Röhrenanneliden, findet sich ein Haufen von Sehzellen mit Stiftchensäumen an genau der gleichen Stelle, wo bei der verwandten *Chone* ein Pigmentbecherocellus liegt, d. h. ein ebensolcher Sehzellenhaufen, umgeben von einer becherförmigen Pigmenthülle [Hesse [13,V])]; beim *Amphioxus* liegen im Vorderende des Rückenmarks ebensolche Zellen mit Stiftchensaum, wie die Sehzellen der Pigmentbecherocelle im übrigen Rückenmark, doch ohne Pigment [Joseph [16])]. Im „Auge" unserer Nacktschnecke *Limax* findet sich vor der Linse eine Fortsetzung der Retina, in der das Pigment völlig fehlt.

Auch andersartige Sehzellen kommen ohne Pigment vor. Beim Blutegel sind Zellen der gleichen Art, wie sie in den Pigmentbechern liegen und in dieser Anordnung jetzt allgemein als Sehzellen angesehen werden, auch sonst ohne Pigment unter der Epidermis verstreut, und beim Rochenegel *(Pontobdella)* finden sich nur solche Sehzellen ohne benachbartes Pigment. Beim Regenwurm liegen ebensolche Zellen in und unter der Epidermis des Vorderendes, wie sie bei *Nais* im Pigmentbecherocell als Sehzellen vorkommen. Dergleichen Beispiele ließen sich noch mehr anführen. Es ist nicht einzusehen, weshalb man diesen Zellen die Fähigkeit absprechen sollte, durch Lichtstrahlen in Erregung zu kommen. Wissen wir doch, das albinotische Menschen mit ihren pigmentlosen Augen vollkommen richtig sehen, besonders bei schwachem Licht, wo sie nicht geblendet werden.

Aber auch in den Sehorganen, wo Pigment vorhanden ist, liegt es oft so weit von den Sehzellen entfernt, daß es als Überträger des Lichtreizes gar nicht in Frage kommt. So ist es mit zahlreichen Sehzellen in den Sehorganen unseres Blutegels, oder in den Ocellen der Salpen, oder in den Facettenaugen von Spaltfußkrebsen der Tiefsee *(Nematoscelis, Stylocheiron, Arachnomysis)* [Chun [4])]. Im Auge der Kammuschel ist das spärliche Pigment durch die große Tapetumzelle von den Sehzellen geschieden. Vielen Wirbeltieren, die ein Tapetum besitzen, fehlt auf weite Strecken das Pigment in der Nachbarschaft der Sehzellen vollkommen.

Dagegen weist die Anordnung des Pigments da, wo es in Sehorganen vorkommt, durchaus darauf hin, daß es dazu dient, den Lichtreiz abzuhalten, nicht aber ihn wirksam zu machen. Nirgends ist das Pigment so gelagert, daß es die Lichtstrahlen von der Sehzelle allseitig abhielte, was sehr wohl denkbar wäre, wenn es die Rolle eines Transformators spielte. Der Bau des Linsenauges nach dem Prinzip der Camera obscura ist nur denkbar, wenn das Pigment als Blendung wirkt. Denn durch die Linse wird auf der Netzhaut ein Bild entworfen und damit eine Verteilung der Reize auf die Sehzellen bewirkt, und diese würde illusorisch, wenn die Sehzellen noch von anderen Strahlen gereizt würden als von denen, die durch die Linse eindringen. Es gibt aber Cameraaugen, die auf ihrer Oberfläche der Bestrahlung völlig ausgesetzt sind, so bei manchen durchsichtigen pelagischen Tieren, wie den Alciopiden und den Schwimmschnecken (Heteropoden); wenn das Pigment den Lichtreiz übertrüge, würde das Richtungs- und Bildsehen in diesen Augen ganz gestört sein. In den Augen ferner, wo das Pigment unter dem Einfluß des Lichtes wandert, sind die rezipierenden Elemente bei starker Beleuchtung reicher von Pigment umgeben, bei schwacher Beleuchtung jedoch mehr davon entblößt: so hüllt sich bei den Tintenfischen in hellem Lichte das rezipierende Neurofibrillenende ganz in Pigment ein [Rawitz[20]]; ähnlich ist es bei den Arthropoden mit Pigmentwanderung im Facettenauge, oder bei vielen Wirbeltieren. Würde das Pigment als Transformator dienen, der die Ätherwellen in einen Nervenreiz verwandelt, so müßten wir vielmehr erwarten daß es bei spärlicher Beleuchtung sich reichlicher um die rezipierenden Teile ansammelte und umgekehrt.

Das Pigment wirkt vielmehr als Lichtschirm. Es hält Lichtstrahlen, die aus bestimmten Richtungen kommen, von den Sehzellen bezw. ihren rezipierenden Teilen fern, und läßt nur Strahlen aus bestimmten anderen Richtungen zu: es wirkt also lichtsondernd. Das Pigment beschränkt die Möglichkeit der Erregung für die Zellen, die es umgibt; es isoliert sie optisch und bewirkt damit eine Spezialisierung der Sehzelle für einen oder wenige bestimmte Reize.

Es gibt Fälle, in denen eine Pigmentblendung überhaupt nicht vorhanden ist. Beim Regenwurm liegen in der Epidermis, unter derselben und im Oberschlundganglion Sinneszellen, die wir nach ihrer Lage, ihrer histologischen Beschaffenheit und ihrer Verteilung über den Regenwurmkörper als Sehzellen ansehen müssen. Sie kommen nirgends in Verbindung mit Pigment vor. Daher können Lichtstrahlen aus sehr verschiedenen Richtungen zu ihnen gelangen, und alle werden bei gleicher Intensität den gleichen Reiz auf sie ausüben; die Erregungen werden sich im allgemeinen nur dann unterscheiden, wenn die Intensität der erregenden Lichtstrahlen verschieden groß ist. Wir haben also hier einen Fall von einfachem Helldunkelsehen. Für die Lebensverhältnisse des Regenwurms genügt auch ein solches Sehen: er lebt in dunklen Gängen, die er hauptsächlich bei Nacht oder bei trübem Wetter verläßt; bei heller Beleuchtung wird der Lichtreiz, der sein Vorderende trifft, ihn wieder in seine Röhre zurückscheuchen. Auch beim Rochenegel *(Pontobdella)*, wo keine Pigmentblendungen die Sehzellen optisch isolieren, wird das Sehen nur ein

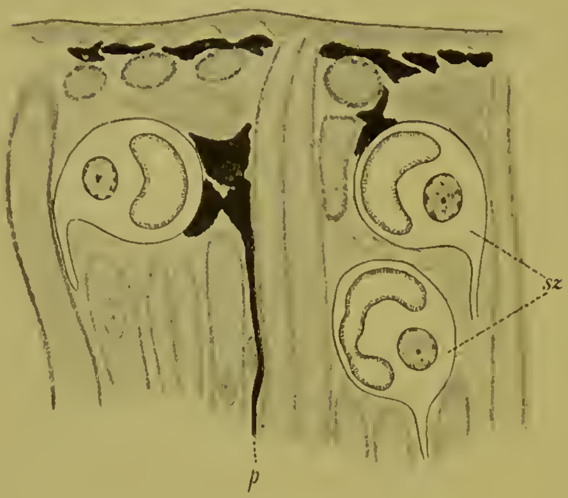


Fig. 5.
Sehorgan von *Branchellion torpedinis*. *sz* Sehzelle; *p* Pigmentwand.

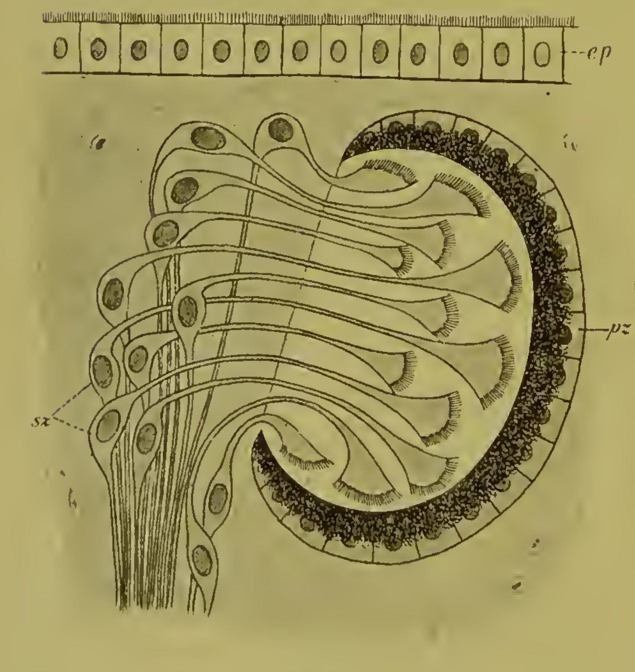


Fig. 6.
Invertierter Pigmentbecherocell von *Planaria gonocephala*, schematisch. *ep* Epithelzelle, *pz* Zelle des Pigmentbechers, *sz* Sehzellen, deren freies Ende in den Pigmentbecher hineinragt und einen Stiftchensaum trägt.

Helldunkelsehen sein können. Ähnlich dürfte es bei jenen Muscheln sein, deren völlig pigmentlose Siphonen auf Belichtung reagieren (z. B. *Psammobia vespertina*) [Nagel[19])]; freilich kennen wir bei diesen die Sehorgane noch nicht.

Die einfachste Pigmentblendung begegnet uns bei einem Egel, *Branchellion torpedinis* (Fig. 5). Hier ist auf der dorsalen Seite des Mundsaugnapfs eine paarige Pigmentwand *(p)* vorhanden, die zur Oberfläche und zur Medianebene senkrecht steht. Die Sehzellen *(sz)* liegen im Parenchym zu beiden Seiten dieser Wand. Lichtstrahlen, die von vorne kommen, können nur die Sehzellen vor der Pigmentwand erregen, solche, die von hinten kommen, nur die Sehzellen hinter der Wand; Lichtstrahlen aber, die von oben oder von der Seite kommen, reizen sowohl die einen wie die andern. Es sind also drei verschiedene Erregungskombinationen gegeben, die den verschiedenen Richtungen der reizenden Strahlen entsprechen. Immerhin aber können Strahlen von ziemlich verschiedener Richtung noch denselben Reizerfolg haben. Neben dem Helldunkelsehen, das natürlich auch hier besteht, wird durch das Vorhandensein dieser Pigmentblendung ein Richtungssehen, wenn auch ein sehr unvollkommenes, bedingt.

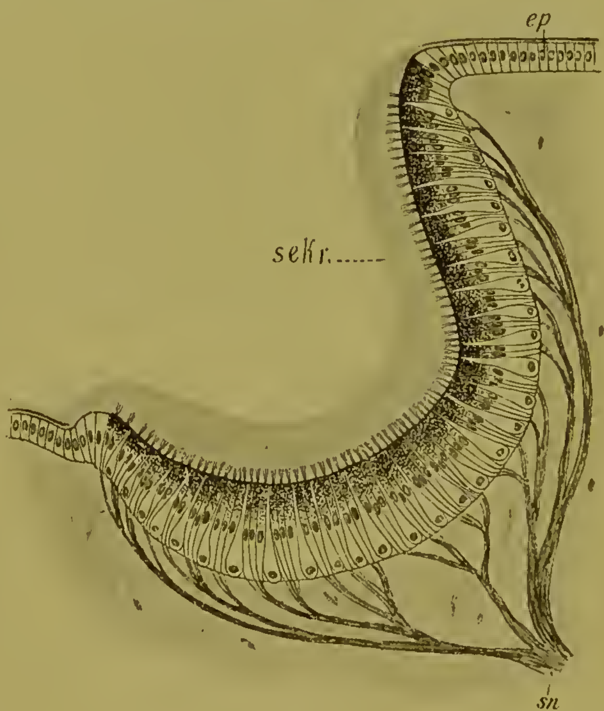


Fig. 7.
Epithelialer Pigmentbecherocell von *Patella*, schematisch. *ep* Epithel; die Sekretmasse *sekr* deckt das Sehepithel, das aus pigmentierten Sehzellen und pigmentfreien Sekretzellen besteht; *sn* Sehnerv.

Anders werden die Verhältnisse, wenn das Pigment in becherartiger Wölbung die Sehzellen oder doch ihre rezipierenden Enden umgibt. Man nennt ein so abgeblendetes Sehorgan einen Pigmentbecherocellus. Diese Sehorgane können verschieden gebaut sein.

Entweder besteht der Becher aus besonderen Pigmentzellen, und die Sehzellen ragen von der freien Öffnung her in denselben hinein und bergen ihre rezipierenden Enden in der Tiefe des Bechers (Fig. 6); das Licht muß dann erst den Körper der Sehzellen passieren, ehe es zu den Transformatoren gelangt: die Sehzellen sind invertiert. Solche invertierte Pigmentbecherocelle liegen gewöhnlich im Parenchym; nur bei den Capitelliden und bei *Nais* sind sie innerhalb der Epidermis gelegen. Oder aber die Sehzellen sind epithelial angeordnet und begrenzen eine becherförmige Grube, in die ihre rezipierenden Abschnitte hineinragen (Fig. 7); der Pigmentbecher kommt dann so zustande, daß das Pigment entweder in den Sehzellen selbst oder in indifferenten Epithelzellen zwischen ihnen liegt. Als Pigmentbecherocelle kann man auch solche Sehorgane betrachten, wo eine epitheliale Sehzelle von einer Pigmentröhre umgeben wird, die am proximalen Ende zwar verengert, aber nicht geschlossen ist (Fig. 3), denn das Eindringen des Lichts von dieser Seite her wird durch die verhältnismäßig geringe Durchsichtigkeit des Körpers verhindert. Die rezipierenden Elemente der Sehzellen liegen hier in deren proximalem Abschnitt, in der Tiefe der Pigmentröhre. So groß diese morphologischen Unterschiede auch sind, und so wichtig sie sich für die weitere Umbildung der Sehorgane erweisen, für die Art ihres Funktionierens bedingen sie keine Verschiedenheit; diese wird vielmehr nur von der Zahl der Sehzellen und von der Wölbung, d. h. der Weite und Tiefe des Pigmentbechers verursacht. Der invertierte Pigmentbecherocell im Parenchym des Strudelwurms *Planaria gonocephala* (Fig. 6) und der epitheliale Pigmentbecherocell der Napfschnecke *Patella* (Fig. 7) sind also in ihren Leistungen etwa gleichwertig.

Bei den Pigmentbecherocellen wird das Sehfeld durch die gewölbte Pigmentwandung eingeschränkt und zwar ist die optische Isolierung um so wirksamer, je tiefer der Pigmentbecher und je enger seine Mündung ist. Ocelle, in denen nur eine Sehzelle enthalten ist, haben im allgemeinen einen engeren Pigmentbecher als solche, die zahlreiche Sehzellen umfassen. Das Gebiet, aus dem Strahlen bis auf den Grund des Pigmentbechers gelangen, ist daher bei den Ocellen mit einer Sehzelle viel enger umschrieben als bei den mehr-

zelligen, sie sind mehr spezialisiert. In den Pigmentbecherocellen mit mehr Sehzellen werden dagegen alle Sehzellen erregt, wenn das Licht ganz oder nahezu parallel der Becherachse einfällt; je mehr die Strahlen schräg zur Becherachse gerichtet sind, um so geringer ist die Zahl der erregten Sehzellen; dabei werden stets diejenigen Sehzellen erregt, die an der der Einfallsrichtung entgegengesetzten Seite des Pigmentbechers stehen. Somit ist in solchen Ocellen eine größere Verschiedenheit der Wirkungen möglich.

In unserem menschlichen Sinnesleben spielt das Sehen eine ganz gewaltige Rolle. Deshalb fällt es uns schwer, uns eine Vorstellung zu machen von der Bedeutung, die ein immerhin so gering differenziertes Sehen wie das Richtungssehen im Leben der Tiere hat. Wir müssen daher mit jeder kleinen Andeutung zufrieden sein, die uns hier weiterhilft. Eine solche finden wir in der Verteilung der Sinnesorgane bei den Randquallen, den Hydromedusen. Es gibt Quallen, die mit einfachen Pigmentbecherocellen ausgerüstet sind, und andre, denen statische Organe, sog. Statocysten, zukommen. Beiderlei Sinnesorgane nebeneinander treffen wir nur in ganz seltenen Fällen. Es ist also wohl die Annahme gerechtfertigt, daß sich Sehorgane und statische Organe hier gegenseitig vertreten und die gleiche Aufgabe zu erfüllen haben. Die Leistung der Statocysten kennen wir: in ihnen ist ein schwerer Körper, der Statolith so angebracht, daß er nach verschiedenen Seiten von Sinneszellen umgeben ist; er drückt dann auf die Sinneszelle, die jeweils senkrecht unter ihm liegt; ändert sich die Haltung des Körpers, so wird auch eine andere Zelle gereizt. Dadurch wird also die verschiedene Lage des Tierkörpers zur Richtung der Schwerkraft mit verschiedenen Nervenerregungen kombiniert: das gibt die Grundlage ab für die Regelung der Körperhaltung im Wasser auf reflektorischem Wege. Wie hier die Schwerkraft, so wirkt wahrscheinlich bei den Pigmentbecherocellen die Richtung des Lichtes, das stets von der Oberfläche her ins Wasser eindringt, als Norm für die Orientierung des Körpers: die verschiedenen Lagen des Körpers sind mit ungleichen Erregungen der Sehorgane verknüpft und diese bilden die Grundlage für die Regelung der Körperhaltung. Allerdings werden die Sehorgane bei dunkler Nacht oder

in größerer Meerestiefe aus Mangel an Licht diesen Dienst versagen. Aber ihre Leistung wird damit auch nicht völlig erschöpft sein. Im übrigen wird sie bei anderen Tieren nicht notwendig die gleiche sein wie bei den Hydromedusen.

Die Pigmentbecherocelle können in zweierlei Weise zu Sehapparaten kombiniert sein. Entweder besteht der Sehapparat aus vielen einzelnen Ocellen, deren jeder nur wenige Sehzellen, meist eine einzige, im Pigmentbecher enthält; oder aber es sind nur wenige Ocelle vorhanden, gewöhnlich nur ein Paar und jeder derselben besteht aus zahlreichen Sehzellen. Allerdings kann man nicht alle hierher gehörigen Sehapparate ausnahmslos in eine dieser zwei Gruppen einreihen. Beim Blutegel, der fünf Paar Pigmentbecherocelle hat, enthält trotzdem jeder Ocell zahlreiche Sehzellen und andrerseits haben die Ocelle der rhabdocoelen Strudelwürmer, die nur in einem Paare vorhanden sind, doch nur je eine Sehzelle. Aber das sind Ausnahmen. In der angeführten doppelten Weise finden sich sowohl parenchymatöse als epitheliale Ocelle verwendet und die epithelialen Ocelle leiten in beiderlei Anordnung zu höher ausgebildeten Sehorganen über.

Viele Ocelle mit je einer Sehzelle treffen wir bei zahlreichen Strudel- und Schnurwürmern, und unter den Ringelwürmern bei den Capitelliden und manchen Röhrenwürmern. Die Beschränktheit des Sehfeldes des Einzelocellus, d. h. des Gebietes, aus dem die Lichtstrahlen bis in die Tiefe des Pigmentbechers zu den rezipierenden Elementen der Sehzelle dringen, wird hier durch Häufung der Ocelle ausgeglichen. Indem die Achsen der zahlreichen Pigmentbecher divergieren, wird vom gesamten Sehapparat ein großes Gebiet beherrscht. Durch eine solche Kombination zahlreicher Ocelle wird außer vollkommenerem Richtungssehen noch ein weiterer Vorteil erreicht: ein Lichtpunkt, der sich bewegt, wird beim ruhenden Tiere nach einander eine ganze Reihe von Einzelocellen reizen, in deren Sehfeld er kommt, und zwar wird je nach der Richtung seiner Bewegung die Reihenfolge und Auswahl der erregten Sehzellen verschieden sein. So kommt ein einfachstes Bewegungssehen zustande.

Richtungssehen und Bewegungssehen müssen bei diesem Sehapparat um so vollkommener sein, je zahlreicher die Einzelorgane

sind und je genauer sich ihre Sehfelder ergänzen. Eine fortschreitende Vervollkommnung in der Anordnung der Ocelle läßt sich am schönsten verfolgen in der Reihe jener Röhrenwürmer, die auf den Kiemen epitheliale Sehorgane tragen. Die einfachste Gruppierung zeigen die lockeren Reihen divergierender Ocelle bei *Vermilia* und *Hypsicomus* (Fig. 8); zu dichteren Gruppen schließen sich diese Reihen bei *Protula* (Fig. 9) zusammen, um dann bei *Dasychone* und *Sabella* (Fig. 10) enggeschlossene Verbände zu bilden, in denen sich die Ocelle dicht aneinander legen. Auf jeder Kieme stehen im allgemeinen zwei solcher Verbände, in einiger Entfernung von einander, und zwar der eine auf dieser, der andere auf der entgegengesetzten Seite von der Medianebene der Kieme. Anstatt dessen ist bei *Branchiomma* (Fig. 11) am Ende jeder Kieme nur ein einziger, aber entsprechend größerer Komplex solcher Ocelle vorhanden. Die Einzelocelle sind kegelförmig, die Kegelbasis nach außen gekehrt; bei enger Zusammenordnung ergibt sich damit von selbst eine gleichmäßige Divergenz ihrer Axen (Fig. 12). Da die rezipierenden Elemente ganz in der Tiefe der Pigmentröhre geborgen sind, können zu ihnen nur Strahlen aus einem Kegel gelangen, der etwa die Verlängerung der kegelförmigen Sehzelle bildet. Somit schließen die Sehfelder der Einzelocelle fast ebenso genau zusammen wie die Ocelle selbst. Dicht unter

Fig. 8.





Fig. 9.



Fig. 10.

Fig. 8. Epitheliale Pigmentbecherocelle mit je einer Sehzelle auf den Kiemen von *Hypsicomus stichophthalmus*.

Fig. 9. Ebensolche auf den Kiemen von *Protula protula*.

Fig. 10. Ebensolche, zu einem zusammengesetzten Ocell gruppiert, auf den Kiemen von *Sabella reniformis*.

der Cuticula liegt in jeder Sehzelle eine etwa plancovexe Linse (Fig. 3); diese bewirkt wahrscheinlich, daß alle ganz oder nahezu in der Axenrichtung auf die Oberfläche des Ocellus auffallenden Strahlen auf den rezipierenden Stiftchensaum vereinigt werden, daß dagegen die, schräg einfallenden Strahlen eine Ablenkung gegen den Pigmentmantel erleiden.

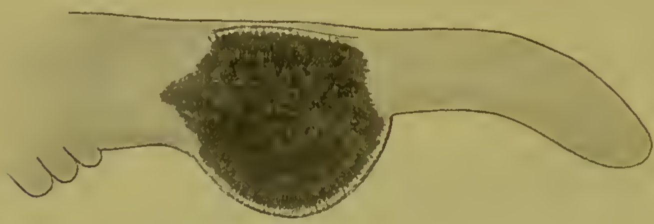


Fig. 11. Zusammengesetzter Ocell an der Spitze der Kiemen von *Branchiomma Kölliker*i.

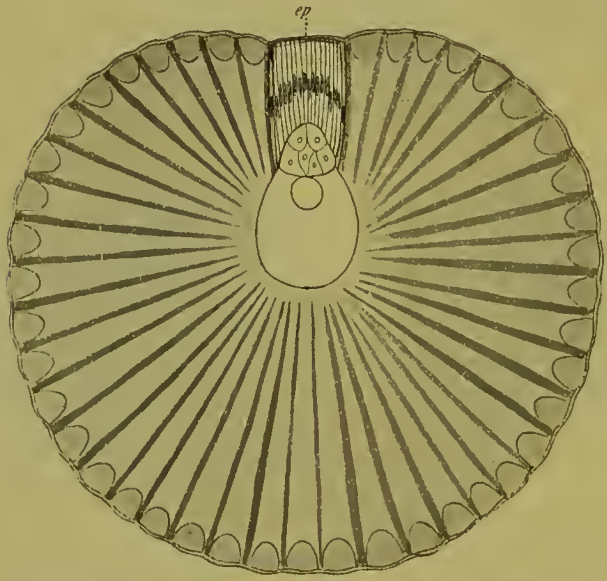


Fig. 12. Querschnitt durch den zusammengesetzten Kiemenocell von *Branchiomma Kölliker*i. *ep* unveränderte Epithelzellen.

Denken wir uns im Gebiete dieses Sehorgans eine leuchtende Fläche, so werden durch die von ihr ausgehenden Strahlen alle jene Ocelle erregt, in deren Sehfeld die Fläche hineinragt. Die Kombination der erregten Ocelle wird sich ändern, wenn die Form der Fläche eine andere ist. Und falls die Fläche nicht in allen ihren Teilen gleich hell ist, werden auch nicht alle getroffenen Ocelle gleich stark gereizt, sondern die einen mehr, die andern weniger. Damit ist die Möglichkeit einfachsten Formsehens gegeben. Es ist die gleiche Art des Sehens, die Johannes Müller[18]) für die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten postuliert und als musivisches Sehen bezeichnet hat: die Gesamterregung entsteht durch Nebeneinanderreihen der zahlreichen, in den verschiedenen Ocellen entstehenden einheitlichen Einzelerregungen, wie sich ein Mosaikbild aus einzelnen einfarbigen Steinchen zusammensetzt; es ist (mit Exners Ausdruck) ein Appositionsbild. Zwar werden diese Bilder nicht besonders lichtstark sein; denn nur ein dünnes Bündel von den Strahlen,

die von einem Punkte eines Gegenstandes nach allen Seiten hin ausgehen, gelangt in den zugeordneten Ocellus; aber sicher werden auffälligere Formunterschiede auch Unterschiede in der Gesamterregung zur Folge haben.

Je ferner ein leuchtender Körper ist, um so geringer ist die Zahl der Sehfelder, die er einnimmt, und um so schwächer die Erregung der Einzelocelle. Wenn sich aber der Körper dem Sehorgan nähert, nimmt die Zahl der erregten Ocelle ständig zu. Es wird damit dem Tiere die Annäherung eines Feindes gleichsam signalisiert, und das dürfte die Hauptbedeutung dieser Einrichtung sein. Ein Unterscheiden der Formen, menschlich gesprochen, ist von weit geringerer Bedeutung für das Leben des Tieres, um so mehr, als die verhältnismäßig kleine Zahl der Ocelle nur ein sehr undeutliches Formensehen zuläßt.

Von geringerer Leistungsfähigkeit als die Kombination zahlreicher Pigmentbecherocelle mit nur einer Sehzelle erscheint das Auftreten eines Paars von Ocellen, deren jeder zahlreiche Sehzellen enthält. Die beiden Ocelle kehren einander den Boden des Pigmentbechers zu, so daß also ihre Sehfelder nach entgegengesetzten Seiten liegen und sich ergänzen. In einem solchen Ocell ist eine Einfallrichtung des Lichtes bevorzugt, nämlich die parallel der Axe des Pigmentbechers. In diesem Falle werden alle Sehzellen des Ocellus gereizt, bei jeder anderen Richtung der Lichtquelle nur ein bestimmter Teil derselben. Das Richtungssehen ist daher weniger vollkommen; ein Bewegungssehen dürfte nur in sehr beschränktem Maße vorhanden sein.

Dagegen geht eine überaus wichtige Fortbildung des Sehorgans von dieser Grundlage aus. In den epithelialen Pigmentbecherocellen sind die rezipierenden Enden der Sehzellen von einem Sekret (Fig. 7 *sekr.*) der indifferenten, zwischen den Sehzellen verteilten Epithelzellen überzogen; dieses bewahrt sie vor Beschädigung und hält mechanische und chemische Reize fern. Wenn sich nun die epithelialen Sehgruben stärker wölben und vertiefen, wird die ganze Grube von dem Sekret ausgefüllt (Fig. 13). Schließt sich die Sehgrube durch Näherung ihrer Ränder zu einer Blase, so wird die Füllmasse abgeschnürt und erfüllt jetzt die Augenblase, deren Form sie angepaßt

ist. Ihre meist gewölbte äußere Oberfläche und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen bewirken, daß die Füllmasse in solchen Sehgruben und Sehblasen eine neue Funktion übernimmt: sie wird zur Sammellinse. Innerhalb dieser Füllmasse kann sich dann noch eine regelmäßig gestaltete, meist kugelige Linse von stärker lichtbrechender Substanz bilden (Fig. 14), wodurch die optische Leistung sehr vervollkommnet wird. Solche Übergangsreihen von epithelialen Pigmentbecherocellen zu becher- oder blasenförmigen Linsenocellen finden sich bei den Weichtieren und den Ringelwürmern. Bei den Weichtieren bezeichnen die Sehorgane der Schnekken *Patella* (Fig. 7), *Haliotis* (Fig. 13), *Turbo* und *Murex* [oder *Helix* (Fig. 14)] einzelne Punkte dieser Entwicklung; unter den Anneliden ist die Reihenfolge *Ranzania, Syllis, Nereis, Alciope.* In etwas anderer Weise bilden sich die Linsenocelle der Arthropoden: hier wird die Linse durch eine bikonvexe Verdickung der Köperkutikula geliefert, und die Sehzellen sondern sich meist aus dem Teil des Epithels, der diese

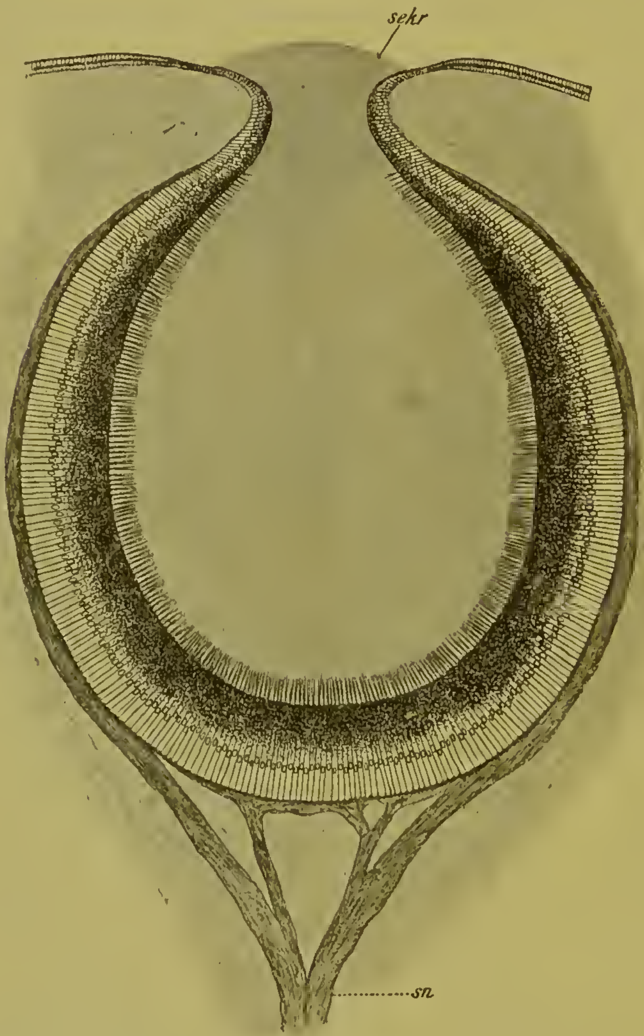


Fig. 13.
Sehgrube der Schnecke *Haliotis*. *sekr* Sekretmasse, von den in der Retina zwischen den Sehzellen stehenden Sekretzellen abgeschieden; *sn* Sehnerv.

Linse abscheidet. Trotz der morphologischen Unterschiede stehen sich diese Linsenocelle funktionell nicht fern.

Stark lichtbrechende Substanzen mit konvex gewölbter Oberfläche haben die Eigenschaft, parallele oder wenig divergente Strahlen, die auf sie auffallen, konvergent zu machen. In einer idealen bikonvexen Linse sind die Brechungsverhältnisse so bemessen, daß die von einem Punkte ausgehenden Strahlen, die auf ihre Oberfläche fallen, sich

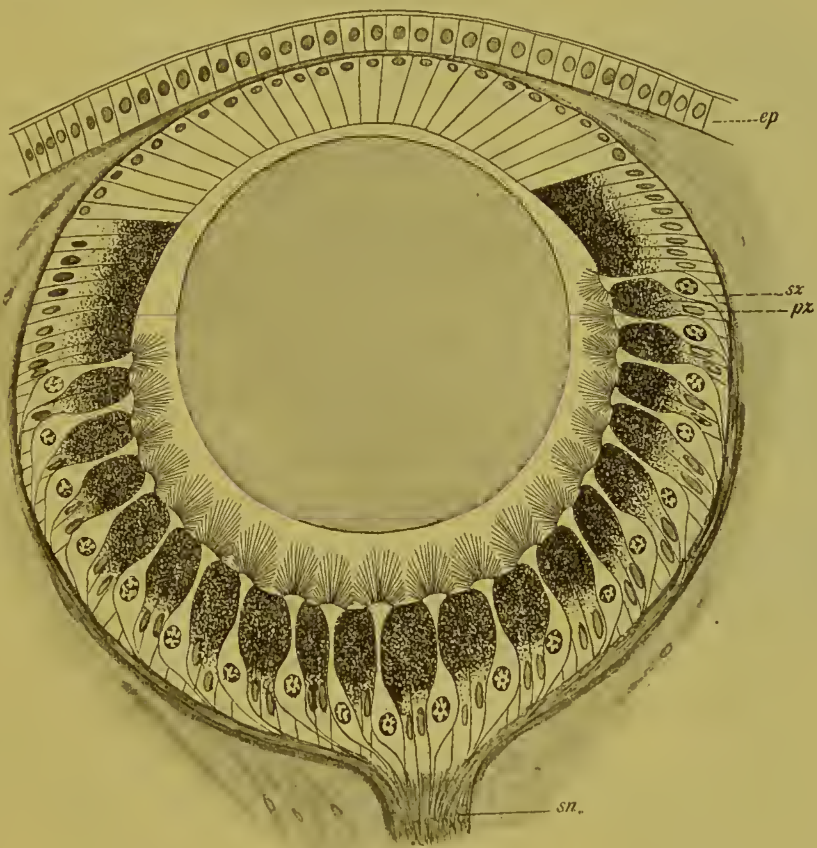


Fig. 14.
Linsenocell der Weinbergschnecke, *Helix pomatia;* etwas schematisch. *ep* Epithel; *sz* Sehzelle mit Stiftchensaum; *pz* Pigmentzelle; *sn* Sehnerv. Der Raum zwischen Linse und Retina ist von Sekretmasse erfüllt.

hinter derselben wieder in einem Punkt vereinigen. Dadurch entstehen von leuchtenden Gegenständen, die vor der Linse liegen, nach bekannten Gesetzen verkleinerte umgekehrte Bilder hinter der Linse, und zwar liegt das Bild eines fernen Gegenstandes, von dem die Strahlen parallel auf die Linse fallen, dem Linsenmittelpunkt am nächsten; alle Bilder von näheren Gegenständen liegen zunehmend weiter von der Linse entfernt. — Die Sehzellen können nur dann

durch die von der Linse „geordneten“ Lichtstrahlen genügend stark erregt werden, wenn andere Strahlen von ihnen ferngehalten werden. Dies geschieht durch den Pigmentmantel, der den ganzen Linsenocell mindestens bis an die Ränder der Linse umschließt. Ein solches Sehorgan ist also nach dem gleichen Prinzip gebaut wie die Camera obscura des Optikers und Photographen.

Die Linse ist ein neues Mittel der optischen Isolierung und ist demnach als Hilfsorgan für das Sehen dem Pigment an die Seite zu stellen. Sie bewirkt, daß durch Strahlen, die aus einer bestimmten Richtung zu dem Sehorgan gelangen, stets bestimmte Sehzellen getroffen werden, daß also jeder Sehzelle oder Sehzellgruppe eine bestimmte Richtung im Raume zugeordnet ist, oder mit anderen Worten, daß jede Sehzelle ihr begrenztes Sehfeld hat — genau wie bei den gehäuften Pigmentbecherocellen mit divergenten Achsen. Aber sie bietet dieser Einrichtung gegenüber einen bedeutenden Vorteil: die größere Lichtmenge. Durch den Pigmentbecher wird zu einer Sehzelle nur das dünne Strahlenbündel zugelassen, das von einem leuchtenden Punkt des Sehfeldes auf die Öffnung des Pigmentbechers fällt; durch die Linse aber werden auf eine Sehzelle alle Strahlen vereinigt, die von einem im Sehfelde der Zelle gelegenen leuchtenden Punkte auf die ganze Außenfläche der Linse fallen. Je größer daher die Linse ist, um so lichtstärker ist, ceteris paribus, das Auge. Deshalb sind bei Dämmerungs- und Tiefseetieren (*Tarsius*, Eulen, Tiefseefische *Macrurus* u. a.) die Linsen und daher auch die ganzen Augen von besonderer Größe[1]).

---

1) Anm. Auch bei den im Hellen, nahe der Meeresoberfläche lebenden Schwimmschnecken- (Heteropoden-) Gattungen *Carinaria* und *Pterotrachea* ist die für eine Schnecke bedeutende Vergrößerung der Linse auf die gleiche Ursache zurückzuführen (Fig. 15). Hier kann nämlich durch die sog. Fenster, seitliche helle Stellen in der Wand der Augenkammer, Licht, das die Linse nicht passiert hat, in das Auge eintreten und besondere, dem Fenster gegenüberstehende sog. Nebensehzellen treffen — eine Einrichtung, die wahrscheinlich zur Vergrößerung des Sehfeldes dient. Wenn nun auch durch bestimmte Vorkehrungen verhindert ist, daß dieses Licht die Retina, die nur den Boden des Auges einnimmt, unmittelbar trifft, so wird doch immerhin die optische Isolierung derselben durch reflektierte Strahlen beeinträchtigt. Daher müssen die Bilder, die von der Linse entworfen werden, besonders lichtstark sein, und dies ist erreicht durch bedeutende Vergrößerung der Linse. Ganz wie es V. Franz[9]) für die sog. Teleskopaugen von Fischen und Tintenfischen der Tiefsee treffend auseinandergesetzt hat, müßte dann das Auge, wegen des durch die Linsenvergrößerung erhöhten Abstandes zwischen Linse und Retina, zu einer großen Masse an-

Daraus folgt, daß die Leistungen der Linsenaugen ähnlich sind wie die der gehäuften Pigmentbecherocelle, aber in vervollkommnetem Maße: sie werden dem Richtungssehen und Formensehen dienen. Die Vollkommenheit ihrer Leistungen hängt außer von der Leistungsfähigkeit der Linse, hauptsächlich von der Zahl der Sehzellen ab, wie dort von der Zahl der einzelnen Pigmentbecherocelle. Aber es treten hier noch besondere Komplikationen hinzu infolge der Eigentümlichkeiten der Linse. Die Entfernung des Bildes vom Linsenmittelpunkt wechselt ja mit der Entfernung des leuchtenden Objekts; die rezipierenden Elemente der Sehzelle aber haben eine feststehende Entfernung von der Linse und werden maximal gereizt, wenn der zugeordnete leuchtende Punkt innerhalb eines bestimmt entfernten Gebietes liegt. Somit ist jeder Sehzelle nicht nur eine bestimmte Richtung, sondern auch eine bestimmte Entfernungszone zugeordnet, innerhalb deren sich die leuchtenden Punkte befinden müssen, um die Zelle maximal zu erregen. Nähert sich ein leuchtender Punkt von fern her der Linse, so erleidet sein Bild so lange nur eine ganz geringe Verschiebung, als die Strahlen des von ihm zur Linse gelangenden Strahlenbüschels noch annähernd einander parallel sind; bei weiterer Annäherung wird die Verschiebung des Bildes zunehmend schneller, und zwar beträgt sie, wenn der Lichtpunkt in einer Entfernung von der doppelten Brennweite der Linse vor ihr angelangt ist, im ganzen die Strecke der einfachen Brennweite. Kommt der Lichtpunkt noch näher, so entfernt sich das Bild überaus schnell.



Fig. 15.
Auge von *Pterotrachea coronata*, 20 fach vergrößert. *e* Linse; *f* Fenster; *sn* Sehnerv.

schwellen, wenn die Retina etwa wie beim Schneckenauge die Form einer Kugelschale hätte; indem aber bei den Heteropoden aus dieser kugeligen Masse nur ein Keil, oben vom Durchmesser der Linse, oder ein taschenförmig schmales Gebilde gleichsam herausgeschnitten ist, kommt eine kompendiösere Form zustande, wobei die Retina auf den Grund des Auges beschränkt wird.

Bei Sehzellen, die auf ferne Objekte eingestellt sind, können daher die rezipierenden Elemente auf sehr engem Raume zusammengedrängt sein; bei Sehzellen aber, die in größerem Abstand von der Linse liegen und somit auf nähere Objekte eingestellt sind, ist die zugeordnete Entfernungszone um so breiter, je mehr sich die rezipierenden Elemente in der Richtung der von der Linse herkommenden Strahlen ausdehnen. Ein Lichtpunkt, der außerhalb dieser Zone liegt, wird eine schwächere und weniger lokalisierte Erregung auslösen als ein Punkt innerhalb derselben. Demnach ändert sich die Erregung mit der verschiedenen Entfernung der Objekte, allerdings in weiten Grenzen — und so ist für die Linsenaugen zugleich eine Art Entfernungssehen möglich.

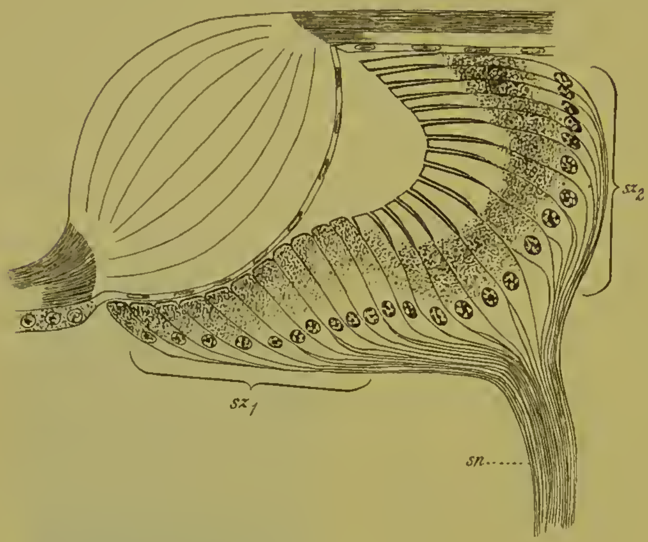


Fig. 16.
Stirnocell einer Fliege (*Helophilus* sp.). sz_1 Sehzellen mit kurzem, der Linse dicht anliegenden rezipierenden Abschnitt (dicke Kontur); sz_2 von der Linse entfernte Sehzelle mit langgezogenem rezipierenden Abschnitte; *sn* Sehnerv.



Fig. 17.
Stirnocell einer Libelle (*Agrion sp.*). *l* Linse; sz_1, sz_2 erste, zweite Reihe der Sehzellen; in ihnen sind die lichtrezipierenden Elemente (Rhabdome) durch die dickeren Linien dargestellt; *sn* Sehnerv.

Es gibt Linsenaugen, bei denen die zugeordnete Entfernungszone verschoben werden kann, sei es durch Veränderung des Abstandes zwischen Linse und

Sehepithel, sei es durch Änderung der Linsenwölbung. Solche Augen besitzen die Fähigkeit, sich auf eine bestimmte Entfernung einzustellen, zu akkomodieren. Das geschieht in den Augen der Tintenfische und der Wirbeltiere, vielleicht auch in denen der Alciopiden und der Kammuscheln (vgl. 13, V, S. 474 f. und VI, S. 397 f.), deren Besonderheiten hier nicht genauer erörtert werden sollen. Bei der weit überwiegenden Zahl der Wirbellosen aber fehlt den Linsenaugen eine solche Fähigkeit. Immerhin gibt es einzelne Linsenaugen, in denen der Mangel, den die feste Einstellung auf eine bestimmte Entfernungszone mit sich bringt, durch besondere Einrichtungen vermindert wird: sie sind auf mehrere Entfernungen zugleich eingestellt. Im Stirnocell einer Fliege, *Helophilus* (Fig. 16), zerfällt z. B. die Netzhaut in zwei nebeneinanderliegende Abschnitte: der eine (sz_1) liegt der Linse dicht an, der andere (sz_2) ist von ihr durch einen größeren Zwischenraum getrennt; jener ist auf eine weite Entfernungszone eingestellt, und da sich die Bilder ferner Objekte viel weniger schnell verschieben als diejenigen naher, so sind die lichtrezipierenden Elemente der Sehzellen sehr zusammengedrängt; der andere Teil ist auf nähere Objekte eingestellt, und entsprechend der größeren Verschiebung, die das Bild eines näheren Objekts bei dessen Annäherung erfährt, haben hier die rezipierenden Elemente eine größere Erstreckung in die Tiefe. Noch merkwürdiger sind die Einrichtungen in den Stirnocellen der Libellen (Fig. 17): hier liegen zwei Reihen von Sehzellen hintereinander; die rezipierenden Elemente der zweiten Reihe beginnen etwa da, wo die der ersten Reihe aufhören. Damit ist ein ausgesprochenes Entfernungssehen gegeben: fernere Gegenstände erregen die distale (sz_1), nähere die proximale (sz_2) Reihe der Sehzellen. Ein Objekt, das sich auf den Ocell zu bewegt, wird an einer Stelle eine plötzliche Veränderung der Erregung bewirken, wenn sein Bild von der einen auf die andre Reihe von Sehzellen übertritt: also eine besondere Art von Bewegungssehen. — Dieser Vorteil aber ist mit einem Nachteil anderer Art verbunden: durch eine solche Teilung der Retina wird bewirkt, daß in jeder Teilretina die Zahl der Sehzellen auf die Hälfte herabgesetzt ist, daß also die von einer solchen vermittelte Gesamterregung viel

weniger different ist oder daß, menschlich gesprochen, die wahrgenommenen Bilder viel weniger deutlich sind.

Auch bei dem so bemerkenswert kompliziert gebauten Auge der Kammuscheln (*Pecten*) (Fig. 18) ist die Retina aus zwei hintereinander gelegenen Abschnitten zusammengesetzt. Die Sehzellen der distalen Schicht (sz_1) kehren ihre freien Enden der Linse zu und tragen an ihnen bürstchenartige Bildungen, die ich als Stiftchensäume ansehen möchte. Die Fasern des von der Linsenseite herkommenden distalen Sehnerven (sn_1) treten zwischen diesen Zellen hindurch und verbinden sich wahrscheinlich mit deren proximalen Enden. Die Sehzellen der proximalen Schicht (sz_2) tragen Stäbchen, in denen je eine Neurofibrille endet (vgl. oben Fig. 4 *B*), und ihre Nervenfasern streben von der Mitte der Schicht aus strahlig nach außen und vereinigen sich, umbiegend, unter der Mitte des Pigmentepithels zu dem proximalen Abschnitte des Sehnerven (sn_2). Die lichtrezipierenden Enden der ersten Schicht Sehzellen sind der Linse viel näher als die der zweiten; die Verhältnisse sind also darin ähnlich wie beim Stirnocell der Libellen.

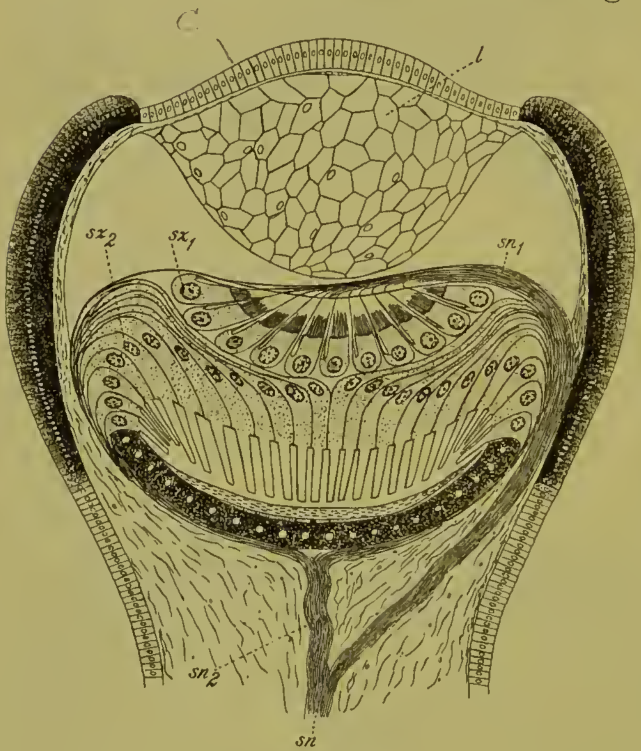


Fig. 18.
Auge vom Mantelrand einer Kammuschel (*Pecten*), schematisch. *l* Linse; sz_1 erste Schicht Sehzellen und sn_1 der von ihnen ausgehende Ast des Sehnerven; sz_2 zweite Schicht Sehzellen und sn_2 der zugehörige Sehnervenast; *sn* Sehnerv.

Nachdem ich früher (13, VI) die epithelähnliche Anordnung der distalen Sehzellenschicht und den Durchtritt der Nervenfasern zwischen diesen Zellen nachgewiesen hatte, glaubte ich eine Verbindung dieser beiden nicht annehmen zu dürfen. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben mich eines besseren belehrt. Bütschli[2]) hat das *Pecten*-Auge als Augenblase gedeutet, deren distale Wand durch die Retina, deren proximale durch die Pigmentepithel gebildet wird. Danach war zu vermuten, daß die erste An-

lage des Auges eine Einstülpung ist. Eine solche ergibt auch die Untersuchung tatsächlich als frühestes Entwicklungsstadium dieses Auges (Fig. 19), und zwar steht die Achse der Einstülpung nicht senkrecht zur Fläche des Mantels, wie das fertige Auge erwarten ließe, sondern parallel dem Mantel, senkrecht zu dessen Rand, wie etwa bei den Grubenaugen am Mantelrande von *Lima* (palingenetischer Zustand). Die der Schale zugekehrte Wand des eingestülpten Epithelsäckchens wird dann zur Retina, die andere Wand zum Pigmentepithel. Junge Augen, an denen man schon alle Teile des fertigen Organes erkennen kann, zeigen noch die gleiche Orientierung wie die erste Einstülpung (vgl. Fig. 19 und 20). Die Mitte der Retinaanlage gibt die distale Reihe der Sehzellen (Fig. 20 sz_1), und zwar sind diese auf den vorliegenden Stadien schon mit ihren freien, den Stiftchensaum tragenden Enden der Linse zugewendet, während doch in der Anlage, infolge der Einstülpung, das freie Ende der Zellen gegen das Lumen der Einstülpung gerichtet war: sie sind also aus der invertierten in die vertierte Orientierung übergegangen. Solche „Reversion" läßt sich auch sonst bei Sehzellen beobachten (Spinnen, Landtrikladen, vgl. 13, VIII, S. 625 und 633). Der distale Nerv tritt schon, ganz wie beim fertigen Auge, von der Linsenseite her an diese Zellschicht heran. Es ist keine andere Möglichkeit, als daß er mit ihnen in Zusammenhang steht; denn unter ihnen liegen noch keine Zellen, zu denen er zwischen ihnen hindurch gelangen könnte; auch von den sog. Zwischenzellen, die sich im fertigen Auge nachweisen lassen und mit denen ich früher die Nervenfasern verbunden glaubte,

Fig. 20.

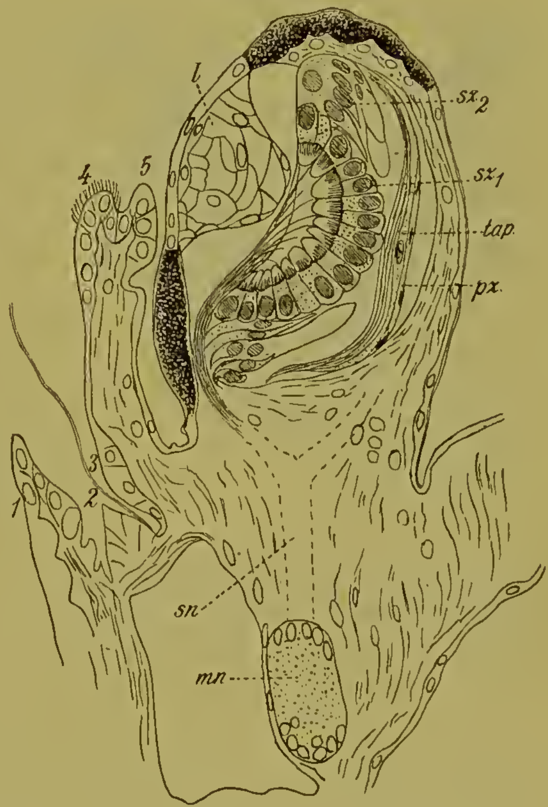


Fig. 19.



Fig. 19.
Erste Anlage des Auges von *Pecten*. *e* Einstülpung; *per* Periostracum; *1*—*5* Falten und Vorsprünge des Mantelrandes, die den gleich bezeichneten Bildungen in Fig. 20 entsprechen.

Fig. 20.
Weiter entwickeltes Auge von *Pecten*. *l* Linse; sz_1 und sz_2 die zwei Gruppen von Sehzellen; *tap* Tapetum mit der großen Tapetumzelle; *pz* Zellen des Pigmentepithels; *sn* Sehnerv (aus einem benachbarten Schnitte ergänzend eingetragen); *mn* Mantelrandnerv.

ist noch keine Spur zu entdecken. In Fig. 18 habe ich schematisch dargestellt, wie ich mir den Zusammenhang zwischen den distalen Sehzellen und den Nervenfasern vorstelle. Aus dem ringförmigen Rand der Retinaanlage werden die Sehzellen der proximalen Schicht; sie bleiben invertiert und schieben sich von der Seite her allmählich unter die distale Schicht, bis sie eine zusammenhängende Lage bilden. Damit erklärt sich morphologisch

die eigentümliche Anordnung der beiden Schichten von Sehzellen, die einander gleichsam den Rücken zukehren.

Sehr eigenartig ist die Anordnung der Sehzellen im Auge der Schwimmschnecken (Heteropoden). Dies Auge hat eine keil- oder taschenähnliche Gestalt: das offene Ende der Tasche ist durch Einlagerung der großen kugligen Linse erweitert. Der Grund der Tasche ist schmal, kielförmig und wird von der Retina eingenommen; hier sind die Enden der Sehzellen in mehreren kantig vorspringenden Längsleisten angeordnet (Fig. 21, 1—5) und ihre rezipierenden Elemente liegen jedesmal in einer schmalen langgestreckten Ebene, deren schmaler Durchmesser (*xy*) in die Richtung der Augenachse fällt. Es werden daher entferntere Lichtpunkte die an der Leistenkante (*x*) gelegenen, der Linse näheren Sehzellen erregen, während nähere Punkte gleichzeitig die an der Basis der Leiste (*y*) liegenden Zellen erregen. Das ist wahrscheinlich eine Einrichtung, die dem Entfernungssehen dient und dem Sehen von Bewegungen, die in der Richtung gegen das Auge zu erfolgen.

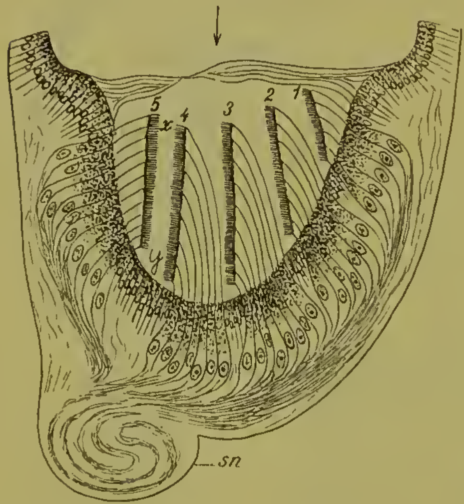


Fig. 21.
Querschnitt durch die Retina von *Pterotrachea mutica*. 1—5 erste bis fünfte Gruppe von Sehzellen mit ihren Stiftchensäumen; *sn* Sehnerv; der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalls.

Es gibt Linsenocelle, in denen die Zahl der Sehzellen sehr gering ist; bei einer Meeresnacktschnecke, *Pleurobranchus membranaceus*, sind deren nicht mehr als 8—10 vorhanden, und ähnlich ist es z. B. bei vielen Tausendfüßern. Solche Linsenocelle mit nur w e n i g e n Sehzellen können für sich allein nicht mehr leisten als ein Richtungssehen. Vollkommenere Leistungen werden erreicht durch Häufung solcher einfachen Ocelle, wobei ihre Achsen divergieren, in ähnlicher Weise wie durch Häufung der Pigmentbecherocelle: das führt zur Entstehung der zusammengesetzten Augen der Arthropoden. Bei vielen Tausendfüßern, den niedersten Insekten (Poduren, *Lepisma*) und unter den Krebsen bei den Asseln sind gehäufte Linsenocelle vorhanden. Diese Häufung von Ocellen wird zum zusammengesetzten

Auge oder Facettenauge, wenn das trennende Gewebe zwischen den Einzelocellen schwindet und sie sich dicht zusammendrängen, nur von wenigen Pigmentzellen getrennt. Es wiederholt sich hier derselbe Konzentrationsvorgang, den wir bei den Pigmentbecherocellen auf den Kiemen der Röhrenwürmer verfolgt haben (vgl. oben S. 15). Das ist bei *Scutigera* unter den Tausendfüßern, bei fast allen höheren Insekten und bei der Mehrzahl der Krebse verwirklicht. In diesem Verbande wird der einzelne Linsenocellus als Facettenglied bezeichnet.

Das zusammengesetzte Auge der Arthropoden ist dem von *Branchiomma*, das oben geschildert wurde, überaus ähnlich; nur hat jeder Bestandteil morphologisch den Wert eines Linsenocells und besteht aus 13 (bis 14) Zellen[1]), die trennenden Pigmentzellen ungerechnet. Die 7 (bis 8) Sehzellen sind so angeordnet, daß ihre rezipierenden Enden der Ocellachse zugekehrt sind und sich meist zu einem einheitlichen axialen Rhabdom an einander legen; ja bei vielen Krebsen greifen sogar die Abschnitte der Stiftchensäume benachbarter Sehzellen in einander wie die Zähne zweier Zahnleisten. Bei Reizung des Rhabdoms werden daher alle Sehzellen des Facettengliedes in gleicher Weise erregt: das Facettenglied vermag also, trotz seiner zahlreichen Sehzellen, nur einen Reiz auf einmal aufzunehmen, nicht mehrere nebeneinander.

1) Diese Zellen sind zwei Corneagenzellen bzw. Hauptpigmentzellen, vier Kegelzellen und sieben bis acht Sehzellen. Die Corneagenzellen der Krebse, deren Kerne direkt unter der Cornealinse liegen, und die Hauptpigmentzellen der Insekten, deren Kerne neben der Spitze des Kristallkegels liegen (Fig. 22 pz_1) sind einander homolog, wie ich (13, VIII) wahrscheinlich zu machen suchte; zur Gewißheit wird dies durch einen Befund, den ich neuerdings bei *Libellula* gemacht habe: hier reichen die Hauptpigmentzellen bis unter die Cornealinse und schieben sich dort mit einer Verbreiterung zwischen diese und die Kegelzellen ein. Die Zahl der Sehzellen ist wechselnd: meist sind es sieben. Acht Sehzellen kommen regelmäßig bei den Hymenopteren vor und begegnen uns auch bei *Cicada* (Grenacher); außerdem finde ich diese Zahl bei *Apus*, wobei allerdings eine Anzahl dieser Zellen rudimentär sind. Bei manchen Insekten findet sich eine achte Sehzelle in besonderer Lage, so bei *Dytiscus* im proximalsten Ende des Facettenglieds, ähnlich bei *Phryganea*; bei *Ascalaphus* liegt der Kern derselben am distalen Ende des Rhabdoms, während die sieben anderen Sehzellkerne dem Kristallkegel nahe liegen. Vielleicht ist auch der große Kern, der sich bei Schwärmern und Eulen regelmäßig proximal vom Rhabdom findet, den übrigen Sehzellkernen homolog. Das genau vierkantige Rhabdom der Dekapoden deutet auch auf ursprüngliche Acht- und nicht Siebenzahl der Sehzellen. Weiteres Suchen bringt vielleicht noch mehr Anhaltspunkte dafür, daß die Achtzahl der Sehzellen die ursprüngliche ist, die Siebenzahl auf einer Reduktion beruht.

Es liegt dann die Frage nahe, weshalb so viele Sehzellen vorhanden sind, während doch eine einzige für die Aufnahme des einheitlichen Reizes genügen würde. Da liegt zunächst wohl auf der Hand, daß die Vielzahl historisch begründet ist in der Herkunft des Facettengliedes von einem Linsenocell, in dem diese Zahl von Sehzellen in weniger gedrängter Anordnung vorhanden war und ein Richtungssehen und vielleicht auch Bewegungssehen ermöglichte. Die Mehrzahl der Sehzellen mag aber auch physiologisch ihre Bedeutung haben: wegen der geringen Ausdehnung der lichteinlassenden Oberfläche ist das Facettenglied sehr wenig lichtstark; der Reizerfolg wird dann wohl durch die größere Zahl reizaufnehmender Zellen gesteigert. Möglich ist schließlich auch, daß die Sehzellen nicht alle die gleiche spezifische Energie besitzen, sondern auf Licht von verschiedener Wellenlänge abgestimmt sind. Es ist ja bei manchen Insekten, speziell Hymenopteren, mit Sicherheit nachgewiesen, daß sie durch verschiedene Farben ungleich gereizt werden, daß sie, menschlich gesprochen, Farben unterscheiden. Ob dies aber auf die angedeutete Weise zustande kommt, ob die erwähnte Möglichkeit auch Wirklichkeit ist, dafür haben wir keinerlei Anhaltspunkte.

Fig. 22.

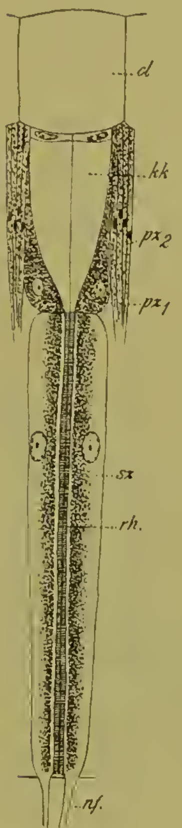


Fig. 22.
Facettenglied eines zusammengesetzten Insektenauges („Appositionsauges"). *cl* Cornealinse; *kk* Kegel; pz_1 u. pz_2 Haupt- und Nebenpigmentzellen; *sz* Sehzelle; *rh* Rhabdom; *nf* Nervenfaser.

Fig. 23.

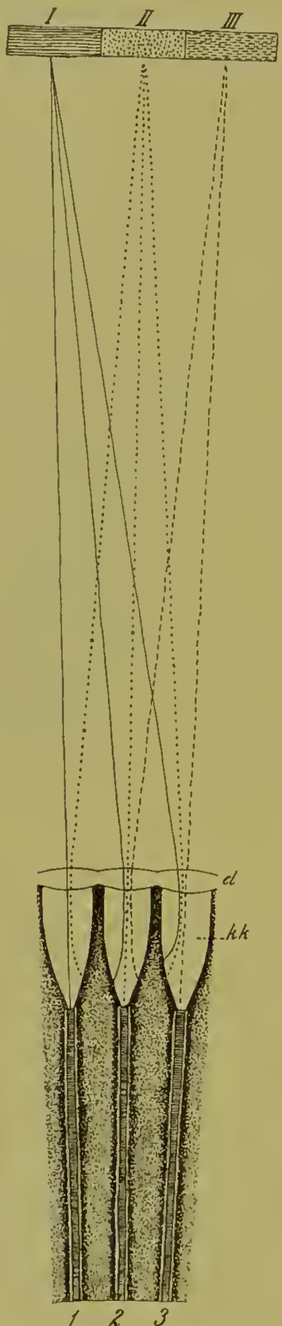


Fig. 23.
Schema des Sehens mit dem euconen zusammengesetzten Arthropodenauge (Appositionsauge).
Den Facettengliedern *1 2 3* sind die in ihre jedesmaligen Sehfelder fallenden Stücke *I II III* eines Objektes entsprechend zugeordnet. *cl* Cornealinse; *kk* Kristallkegel.

Das Sehfeld eines Facettengliedes wird bestimmt durch die Beschaffenheit seines lichtbrechenden Apparates. Dieser besteht aus der meist schwach linsenartig gewölbten zugehörigen Kutikula, die als Corneafacette oder Cornealinse (Fig. 22 *cl*) bezeichnet wird, und einem kegel- oder pyramidenförmigen Gebilde (*kk*) mit nach außen gerichteter Basis. Der Kegel ist entweder ein einfacher Zellkegel und besteht aus vier Zellen mit hellem Plasma (sogen. acone Augen), oder er wird zum Kristallkegel durch Umwandlung des Inhalts solcher Zellen in eine stark lichtbrechende Substanz von fast kutikularer Beschaffenheit (sogen. eucone Augen) oder er ist in selteneren Fällen, als Pseudoconus, neben den vier Zellen von einer Sekretmasse gebildet (sogen. pseudocone Augen). Die Strahlen, die parallel zur Achse des Facettengliedes auf die Oberfläche der Cornealinse fallen, werden konvergent gemacht und gelangen zur Spitze des Kegels und von dort ins Rhabdom. In den Zellkegeln ist die Wölbung der Kegelwand so bemessen, daß Strahlen, deren Richtung nur wenig von der Achsenrichtung abweicht, unter sehr spitzem Winkel gegen die Wand des Kegels geworfen und durch totale Reflexion ebenfalls zur Kegelspitze geleitet werden; schräger einfallende Strahlen werden nicht reflektiert, sondern gelangen durch die Kegelwand in das umgebende Pigment und werden dort resorbiert. Etwas anders ist die Wirkung der Kristallkegel. Durch Exners[6]) Untersuchungen ist gezeigt, daß sie aus verschieden stark lichtbrechenden Lagen geschichtet sind, deren Brechkraft gegen die Achse des Kegels zunimmt. Dadurch wird bewirkt, daß der Weg aller Strahlen, die nicht genau in der Achse entlang gehen, nicht geradlinig, sondern mehr oder weniger gebogen verläuft, und zwar werden Strahlen, die schräg zur Achse einfallen, so geleitet, daß sie einen Bogen beschreiben mit der Konkavität nach der Seite, nach welcher sie von der Achsenrichtung abweichen (Fig. 23). Die Kristallkegel leiten also ebenfalls alle unter nicht ganz spitzem Winkel zur Achse einfallenden Strahlen seitlich ab, gegen das umgebende Pigment. Zum Rhabdom gelangen somit nur Strahlen, die ganz oder nahezu parallel zur Achse des Facettengliedes auf die Cornealinse auffallen. Das Sehfeld des Facettengliedes hat daher die Gestalt einer abgestumpften, sechsseitigen Pyramide, deren

Seiten im günstigsten Falle in der Verlängerung der Seiten des Facettengliedes liegen. Wenn dieser Fall eintritt — und es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Brechkraft der Kristallkegel in vielen Fällen gerade so abgemessen ist — dann schließen sich die Sehfelder benachbarter Facettenglieder dicht an einander wie die Facettenglieder selbst; gegeneinander aber sind sie gesondert: Strahlen aus dem Nachbarsehfeld gelangen nicht zum Rhabdom. Die Gesamtleistung ist also wie beim *Branchiomma*-Auge (vgl. oben S. 16): es werden durch diese Art der Lichtsonderung verkleinerte aufrechte Bilder erzeugt, sogen. Appositionsbilder (Exner); wir haben ein musivisches Sehen. Johannes Müller[18]) hat diese Verhältnisse zuerst erkannt und seine Theorie ist durch Grenacher[10]) von morphologischer Seite, durch Exner[6]) von physiologischer Seite neu und überzeugend begründet, so daß sie jetzt allgemein anerkannt wird.

Die Facettenaugen der Arthropoden sind, wenn wir von den besonders gestalteten Facettenaugen des Tausendfüßers *Scutigera* und des Krebses *Limulus* absehen, mit ganz wenigen Ausnahmen morphologisch so einförmig gebaut, daß unabänderlich jedes Facettenglied aus 13 oder 14 Zellen besteht, die in gleicher Weise angeordnet sind. Trotzdem kommen sie in immer neuen Modifikationen vor, und dementsprechend wechselt ihre Leistungsfähigkeit. Um uns über die Leistungsfähigkeit dieser Augen unter wechselnden Bauverhältnissen Klarheit zu verschaffen, gehen wir am besten von einem konkreten Beispiele aus: ich wähle dazu das Auge einer großen Libelle, *Aeschna*, das in seinen Abschnitten gewisse Verschiedenheiten zeigt. Betrachtet man einen Frontalschnitt durch das *Aeschna*-Auge (Fig. 24), so fällt ohne weiteres auf, daß die Divergenz der Achsen der Facettenglieder in den einzelnen Bezirken des Auges verschieden ist. Faßt man je 10 Facettenglieder in der Schnittebene zusammen, so schwankt die Größe des Winkels, den eine solche Dekade einnimmt, zwischen 5^0 und 18^0. Am geringsten ist die Divergenz auf der dorsalen, am größten auf der ventralen Seite. Ein Objekt, das sich in einer gegebenen Entfernung vom Auge befindet, wird eine um so differentere und stärkere Erregung hervorrufen, je mehr Einzelsehfelder es einnimmt, oder ein Auge wird dies Objekt um so deutlicher sehen, je

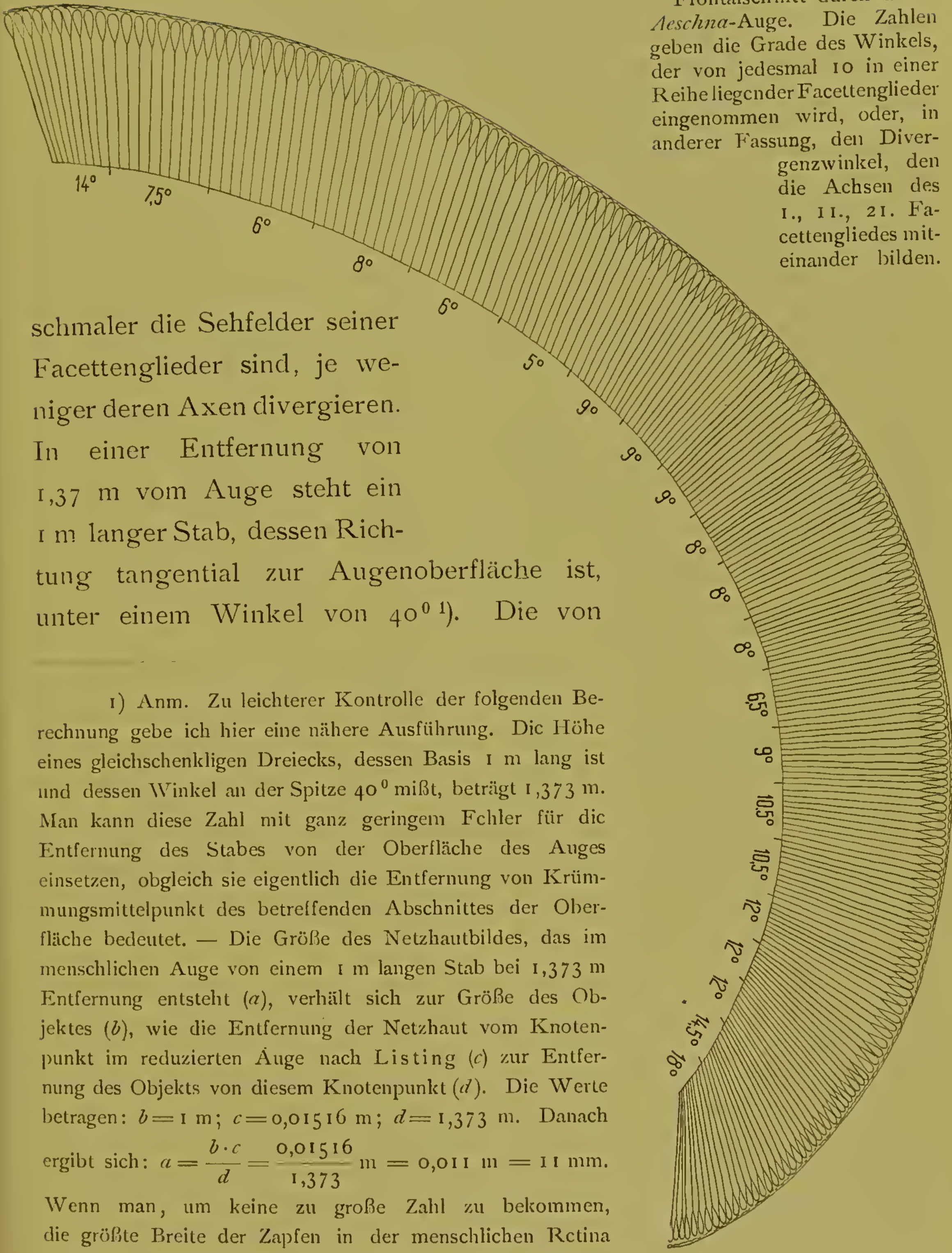


Fig. 24. Frontalschnitt durch das *Aeschna*-Auge. Die Zahlen geben die Grade des Winkels, der von jedesmal 10 in einer Reihe liegender Facettenglieder eingenommen wird, oder, in anderer Fassung, den Divergenzwinkel, den die Achsen des 1., 11., 21. Facettengliedes miteinander bilden.

schmaler die Sehfelder seiner Facettenglieder sind, je weniger deren Axen divergieren. In einer Entfernung von 1,37 m vom Auge steht ein 1 m langer Stab, dessen Richtung tangential zur Augenoberfläche ist, unter einem Winkel von 40° [1]). Die von

1) Anm. Zu leichterer Kontrolle der folgenden Berechnung gebe ich hier eine nähere Ausführung. Die Höhe eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis 1 m lang ist und dessen Winkel an der Spitze 40° mißt, beträgt 1,373 m. Man kann diese Zahl mit ganz geringem Fehler für die Entfernung des Stabes von der Oberfläche des Auges einsetzen, obgleich sie eigentlich die Entfernung von Krümmungsmittelpunkt des betreffenden Abschnittes der Oberfläche bedeutet. — Die Größe des Netzhautbildes, das im menschlichen Auge von einem 1 m langen Stab bei 1,373 m Entfernung entsteht (a), verhält sich zur Größe des Objektes (b), wie die Entfernung der Netzhaut vom Knotenpunkt im reduzierten Auge nach Listing (c) zur Entfernung des Objekts von diesem Knotenpunkt (d). Die Werte betragen: $b = 1$ m; $c = 0{,}01516$ m; $d = 1{,}373$ m. Danach ergibt sich: $a = \frac{b \cdot c}{d} = \frac{0{,}01516}{1{,}373}$ m $= 0{,}011$ m $= 11$ mm. Wenn man, um keine zu große Zahl zu bekommen, die größte Breite der Zapfen in der menschlichen Retina mit 7 μ zugrunde legt, so kommen auf die Strecke von 11 mm 1571 in einer Reihe liegender Zapfen; legt man die Breite der Zapfen in der Macula lutea, die 4—5,5 μ beträgt, zugrunde, also etwa 5 μ, so kommen auf eine Linie von 11 mm Länge 2200 Zapfen. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß jene Bildgröße die Breite der Macula überschreitet, also nicht bloß mit Zapfen, sondern auch mit den schmäleren Stäbchen gerechnet werden muß. Es ist daher sicher nicht

ihm ausgehenden Strahlen würden dann im dorsalen Teile des *Aeschna*-Auges fast 60 in einer Linie gelegene Facettenglieder erregen, in einem seitlich gelegenen Teil etwa 50, mehr gegen die Ventralseite 40 und im ventralsten nur 30. Die Deutlichkeit der Bilder des Stabes in diesen vier Regionen würde sich demnach wie 6 : 5 : 4 : 3 verhalten, bei einer flächenhaften Lichtquelle sogar wie 36 : 25 : 16 : 9 oder wie 4 : 3 : 2 : 1. Zum Vergleich sei bemerkt, daß durch einen 1 m langen Stab bei 1,37 m Entfernung im menschlichen Auge weit über 2000 in einer Linie gelegene rezipierende Elemente erregt werden. Um nur 50 Elemente zu erregen, wie beim *Aeschna*-Auge, müßte der Stab etwa 75 m vom Auge entfernt sein. Dabei zeigt das *Aeschna*-Auge unter allen von mir geprüften Insektenaugen, mit Ausnahme desjenigen des Windenschwärmers *(Sphinx convolvuli)*, die geringste Divergenz der Facettenglieder, gibt also die genauesten Bilder. Der Winkel von 40° wird bei dem gelbrandigen Wasserkäfer *(Dytiscus marginalis)* im günstigsten Falle von 30 Facettengliedern eingenommen, bei einer großen Wanderheuschrecke (*Acridium egyptium*) oder beim Bluttröpfchen (*Zygaena*) nur von 20, bei Kleinzirpen (*Aphrophora, Cercopis*), oder Afterfrühlingsfliegen (*Perla*) etwa von 10, ja beim Ohrwurm (*Forficula*), einer Schabe (*Ectobia*) oder einer Blattlaus (*Aphis ulmariae*) nur etwa von 5—6 Facettengliedern. Das bedeutet eine sehr geringe Genauigkeit der Bilder auch für mäßig entfernte Objekte. Deutlichere Bilder kann man im Facettenauge im allgemeinen nur von nahen Objekten erwarten [1]).

---

zu hoch gegriffen, wenn man annimmt, daß über 2000 in einer Linie gelegene Elemente durch das Bild des Stabes erregt werden.

1) Exner [6]), schätzt die Sehschärfe des Insektenauges viel höher ein. Wir verdanken ihm eine sehr interessante mikrophotographische Reproduktion des Netzhautbildes aus dem Auge eines Leuchtkäferchens (siehe unten S. 37), bei dem verhältnismäßig kleine Gegenstände, die sich in 2,25 m Entfernung vom Auge befanden, mit überraschender Deutlichkeit erkennbar sind, ein Beweis für die hohe Leistungsfähigkeit des optischen Apparats im Facettenauge. Er wirft nun die Frage auf, ob die Schärfe des Netzhautbildes auch wirklich ein Maß für die Sehschärfe abgebe (S. 180) und bejaht sie, da es „doch wohl absurd wäre zu denken, die Natur habe einen so komplizierten dioptrischen Apparat zur Herstellung eines Bildes konstruiert und dem Tiere keine Netzhaut gegeben, um das Bild zu verwerten". Aber wir können in den seitlichen Partien unserer Netzhaut die Schärfe des Netzhautbildes auch nicht voll ausnutzen! Im übrigen stimmt es nicht, wenn er sagt, daß die Anzahl der Facettenglieder bzw. Rhabdome durchaus der Schärfe des Bildes entspreche. Das Mikro-

Die Winkel, die von je 10 in einer Reihe liegenden Facettengliedern ausgefüllt werden, habe ich ähnlich wie bei *Aeschna* bei einer Anzahl anderer Insekten auf Frontalschnitten durch das Auge untersucht und gebe hier die Zahlen: *Forficula auricularia* 67°, 81°; *Ectobia lapponica* 58°, 98°; *Acridium egyptium* 27°, 22°, 20°, 21,5°, 20°, 17°, 24°, 27°; *Mantis religiosa* 44°, 34°, 22°, 29°, 26,5°, 25°, 22°, 23°, 14°; *Heptagenia sp.* 26,5°, 38°, 38°; *Perla sp.* 44°, 35°, 36°, 50°; *Chrysopa perla* 49°, 38°, 48°, 41°; *Aphrophora spumaria* 37,5°, 30°, 36°, 36°; *Cercopis sanguinolenta* 41°, 34°, 43,5°; *Aphis ulmariae* 77°, 63,5; *Dytiscus marginalis* 20°, 25°, 18°, 14°, 15°, 10°, 13°, 16°, 21°; *Zygaena sp.* 18,5°, 17°, 19°, 22,5°; *Sphinx convolvuli* durch das ganze Auge nahezu gleichmäßig 6—8°. Diese Zahlen sind ermittelt durch Messung an Zeichnungen, die mit dem Zeichenapparat nach Frontalschnitten der Augen entworfen wurden. Auf absolute Genauigkeit können sie keinen Anspruch erheben, da der Schnitt nicht immer genau entlang den Reihen der Fazettenglieder geht. Für unsere Zwecke ist diese Genauigkeit aber genügend, bei den verhältnismäßig großen Unterschieden zwischen den verschiedenen Arten.

Aber auch die Lichtstärke des Bildes ist in den einzelnen Abschnitten des *Aeschna*-Auges verschieden. Alle Strahlen, die ganz oder nahezu parallel zur Axe des Facettengliedes auf die Oberfläche der Cornealinse fallen, werden durch den lichtbrechenden Apparat zum Rhabdom hingeleitet. Daher ist die Lichtmenge, die zum Rhabdom gelangt, um so größer, je größer die Oberfläche der zugehörigen Cornealinse ist. Im Auge von *Aeschna* haben die dorsalen Facettenglieder eine Oberfläche von 2600 μ^2, die ventralen eine solche von 1200 μ^2; jene sind also mehr als doppelt so lichtstark wie diese. Von zwei Augen mit gleich divergenten Facettengliedern wird dasjenige lichtstärker sein, bei dem der Krümmungsradius der Augenoberfläche größer ist; denn bei diesen sind die lichteinlassenden Oberflächen der Facettenglieder größer. Je weniger ferner die Facetten-

---

photogramm des Netzhautbildes ist 120fach vergrößert, natürlich linear. In ihm füllt das R an der Fensterscheibe eine Rechteckfläche von 5 und 8 mm Seiten aus; das entspricht im nicht vergrößerten Netzhautbilde einem Rechteck von 0,04 und 0,066 mm Seitenlänge, also 0,00264 mm² Inhalt. Ich habe nun, in Ermangelung von Schnitten durch das Leuchtkäferauge, bei dem Auge von *Dytiscus marginalis*, das nach Leinemanns[17]) Zählung der Facetten zu den leistungsfähigsten Käferaugen gehört, an Querschnitten durch die Rhabdomgegend Zählungen vorgenommen. Daraus konnte ich berechnen, daß hier auf 1 mm² etwa 3783 Rhabdome kommen; die Zahl ist eher zu groß als zu klein wegen der Schrumpfungen an konserviertem Material. Das gäbe auf eine Fläche von 0,00264 mm² nur 10 Rhabdome, d. h. 10 Rezeptionseinheiten. Dabei kann aber von einem „Erkennen" des R nicht die Rede sein. In unserem Auge wird, unter Zugrundelegung der in voriger Anmerkung gemachten Angaben, jenes Rechteck, das von dem R im Mikrophotogramm eingenommen wird, bei einer Entfernung von 30 cm vom Auge ein Rechteck von 0,25 × 0,4 mm Seiten mit nicht weniger als 4000 Zapfen decken; ein Rechteck von der Größe wie im Netzhautbildchen würde in unserer Netzhaut immerhin 100 Zapfen decken!

glieder divergieren, um so geringer ist, unter sonst gleichen Verhältnissen, die Oberfläche ihrer Cornealinsen. Daher sind im allgemeinen die Facettenglieder in den Augen, wo sie stärker divergieren, kürzer als dort, wo ihre Divergenz geringer ist: *Forficula, Perla, Ectobia,* haben sehr kurze, *Acridium* oder *Aeschna* bedeutend längere Facettenglieder. Damit wird es auch erklärlich, warum in manchen Augen eine Anzahl von Facettengliedern eine bedeutende Verlängerung erfährt: es sind das stets diejenigen, deren Divergenz geringer ist. Im Auge der Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*[1]) liegen diese nach der Seite und nach unten (Fig. 25) also nach den Richtungen, aus denen die dem Tiere erreichbare Beute kommt. Bei den Männchen mancher Eintagsfliegen dagegen liegen solche verlängerte Facettenglieder nach oben, wo sie ihre höher fliegenden Weibchen zu suchen haben; so sind bei *Baëtis* und *Potamathus* die dorsalen Facettenglieder weniger divergent als die übrigen (eine Zehnergruppe füllt bei *B.* dorsal etwa 17°, seitlich etwa 22°, bei P. dorsal im Durchschnitt 18°, seitlich etwa 37°) und zugleich haben sie bei jenen die $1\frac{1}{2}$ fache, bei diesen die doppelte Länge als die seitlichen[2]). Diese Differenzierung kann so weit gehen, daß es zu einer Teilung des Auges in zwei scharf gegeneinander abgeseszte Abschnitte kommt, einen dorsalen mit besonders langen Facettengliedern, das sogen. Frontauge, und einen ventralen von gewöhnlichem Bau, das sogen. Seitenauge: So ist es unter den Eintagsfliegen bei den Männchen von *Cloë*, unter den Fliegen bei denen von *Bibio marci* (Fig. 26)[3]). Hier ist im Auge eine Arbeitsteilung eingetreten:

---

1) Dieses in mehr als einer Beziehung höchst bemerkenswerte Auge lernte ich durch ein gelegentliches Präparat des Herrn cand. rer. nat. E. Linck kennen. Es findet zur Zeit im hiesigen zoologischen Institut eine eingehende Bearbeitung.

2) Die Maße sind nach den Figuren von C. Zimmer[26]) genommen.

3) In der Abbildung, die ich hier gebe, konnte ich die Eigentümlichkeiten dieses sonderbaren Auges nicht ganz zum Ausdruck bringen. Die Formverschiedenheit der Kegel im Front- und Seitenauge wurde zwar angedeutet; doch konnte nicht dargestellt werden daß im Seitenauge ein echter Pseudoconus vorhanden ist, d. h. daß der distale Teil der Kegelzellen gleichsam von einer Sekretvakuole erfüllt ist, während im proximalen Teil ihr unverändertes Plasma mit dem Kern liegt, daß dagegen im Frontauge die Reste der Kegelzellen im Pseudoconus proximal zu einem echten Krystallkegel umgewandelt sind, dem die zugehörigen Kerne distal, an der Grenze gegen die Sekretmasse, aufliegen. Auffällig ist auch der aus der Figur ersichtliche Unterschied in der Pigmentierung von Front- und Seiten-

die Seitenaugen, bei denen die Facettenglieder stark divergieren, haben ein großes Sehfeld, geben aber sehr ungenaue Bilder; in den Front-

Fig. 25.



Fig. 26.

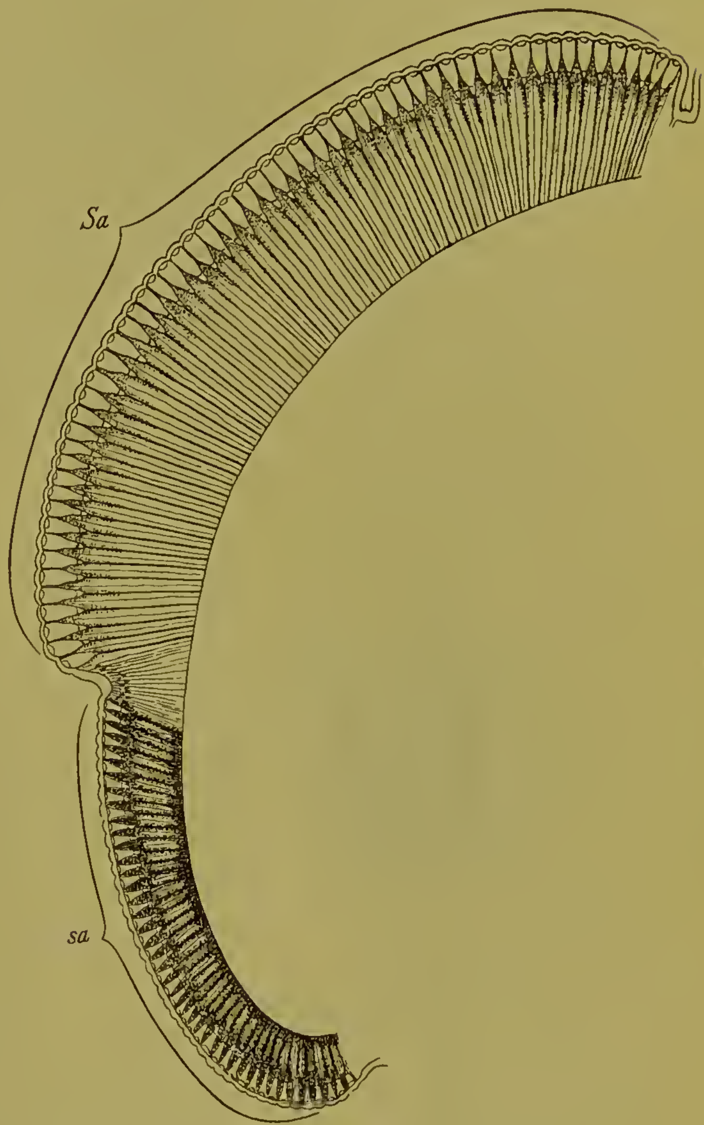


Fig. 25.
Schnitt durch das Facettenauge der Gottesanbeterin *(Mantis religiosa)*; *ventr.* Ventralseite.

Fig. 26.
Frontalschnitt durch das Facettenauge des Männchens der Aprilfliege *(Bibio marci)*.
Sa Frontauge; *sa* Seitenauge.

auge; letzteres hat reichliches, schwarzbraunes Pigment, während im ersteren ein helles, gelbbraunes Pigment in geringer Masse, hauptsächlich in der Umgebung der Kegel und im distalen Ende der Retinula enthalten ist. Ähnlich sind auch die dorsalen Teile der Augen bei *Libellula* und bei den Männchen der Eintagsfliegen *Baëtis*, *Potamanthus* und *Cloë* heller und weniger reichlich pigmentiert. Dies Verhalten scheint demnach mit dem Sehen dunkler Objekte auf dem hellem Grunde des Himmels zusammenzuhängen; aber wie dieser Zusammenhang ist, darüber kann ich mir keine Rechenschaft geben. Daß bei diesen Insekten der Teil des Sehorgans, der deutlichere Bilder gibt, nach oben gerichtet ist und nicht, wie bei

augen dagegen ist die Divergenz der Facettenglieder sehr vermindert und die Weite des Sehfeldes verringert, aber die Deutlichkeit der Bilder entsprechend erhöht; sie würden jedoch sehr lichtschwach sein, wenn nicht ihre Facettenglieder wesentlich verlängert und damit die Oberfläche der Einzellinsen vergrößert wäre.

In manchen Facettenaugen aber wird die Lichtstärke und damit die Intensität der Erregung noch auf eine andere, höchst bemerkenswerte Weise gesteigert. Beim Leuchtkäferchen *(Lampyris)* sind die Kristallkegel mit den Cornealinsen verwachsen, und daher kann der gesamte lichtbrechende Apparat im Zusammenhang präpa-

der lauernden *Mantis*, nach der Seite und unten, hängt wohl damit zusammen, daß Insekten bei ihrem geringen Gewicht, nicht mit besonderer Kraft nach unten stoßen können, wie Raubvögel, sondern viel eher, mit Hilfe erhöhter Flügeltätigkeit, von unten nach oben.

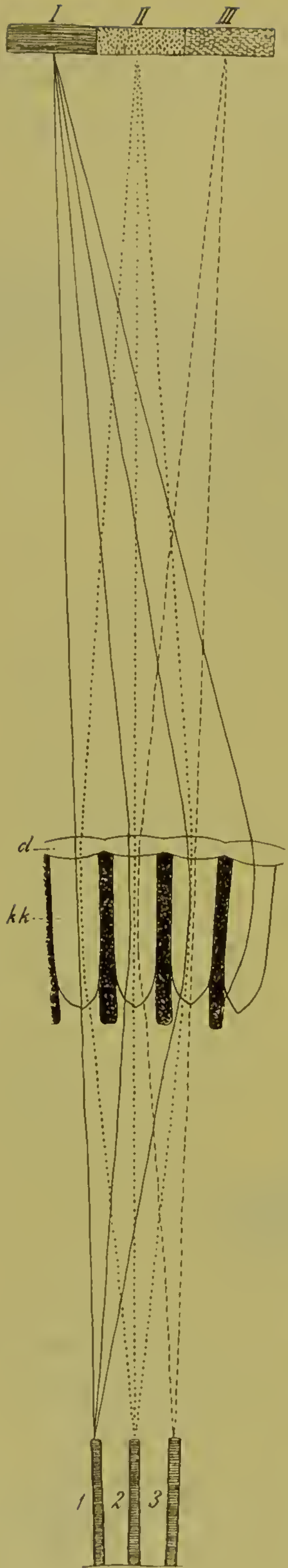


Fig. 27.
Schema des Sehens mit dem zusammengesetzt. Arthropodenauge: Superpositionsauge. Bezeichnung wie bei Fig. 23.



Fig. 28.
Zwei Facettenglieder eines für Superpositionsbilder eingerichteten Facettenauges von einer Noctuide. Das Pigment hat in *A* die Lichtstellung, in *B* die Dunkelstellung. *cl* Cornealinse; *kk* Kristallkegel; pz_1 Hauptpigmentzellen; pz_2 Nebenpigmentzellen; *szk* Kerne der Sehzellen; *rh* Rhabdom; *nf* Nervenfasern (Nervenfortsätze d. Sehzellen).

riert und geprüft werden. Exner[6]) hat, unter Verwertung dieser Eigentümlichkeit, den experimentellen Nachweis erbringen können, daß hier die Summe der Linsen und Kristallkegel imstande ist, ein einheitliches, aufrechtes verkleinertes Bild zu entwerfen, auch ohne die hinzutretende Lichtsonderung durch Pigmentblendungen. Er konnte dies Bild sogar auf mikrophotographischem Wege festhalten. Diese Leistung beruht auf der merkwürdigen Art, wie die Kristallkegel, infolge der schichtweisen Verminderung ihres Brechungsvermögens von der Axe nach der Oberfläche, das Licht brechen. Die von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen werden nicht bloß durch den Kristallkegel des dem Punkte zugeordneten Facettengliedes auf das entsprechende Rhabdom vereinigt, sondern auch durch die benachbarten Kristallkegel so gebrochen, daß sie zu jenem Rhabdom gelangen (Fig. 27). Die verschiedenen Strahlenbüschel vereinigen sich natürlich erst in einem gewissen Abstand hinter den Kristallkegeln. Während bei der gewöhnlichen Form des musivischen Sehens (vgl. oben Fig. 23) von einem leuchtenden Punkte nur das dünne Strahlenbündel zur Rezeption kommt, das auf die Oberfläche des zugeordneten Facettengliedes fällt, wird auf diese Weise eine weit größere Menge jener Strahlen auf das zugeordnete Rhabdom vereinigt: wenn nur die dem zugeordneten Kegel zunächst benachbarten, also die sechs ihn umgebenden, die Strahlen in der geschilderten Weise brechen, kommt sechsmal mehr Licht zum Rhabdom; kommen, wie im Schema Fig. 27 für die Strahlen *I* gezeichnet ist, auch die zweitnächsten noch in Betracht, so wird die Lichtmenge im ganzen achtzehnmal größer. Das von ferneren Kristallkegeln kommende Licht wird wahrscheinlich durch die zwischen den Kegeln stehenden Pigmentblenden abgefangen (Fig. 27 rechts). Exner nennt die so entstehenden Bilder Superpositionsbilder, im Gegensatz zu den Appositionsbildern beim einfachen musivischen Sehen.

In solchen Facettenaugen, die für die Rezeption von Superpositionsbildern eingerichtet sind, schließen sich die Rhabdome nicht unmittelbar an die Kristallkegel an, sondern sind durch einen Zwischenraum von ihnen getrennt (Fig. 28 *rh*); sie liegen etwa dort, wo die von benachbarten Kristallkegeln herkommenden Strahlen gleichen

Ursprungs zur Vereinigung gelangen. Die dadurch bedingte Verlängerung der Facettenglieder bewirkt zugleich eine entsprechende Vergrößerung der Cornealinse; trotz geringer Divergenz der Facettenglieder ist diese daher noch ziemlich groß.

Bedingung für die Entstehung von Superpositionsbildern ist aber ferner, daß die Pigmenthüllen der Facettenglieder auf der Strecke zwischen Kristallkegeln und Rhabdomen wegfallen. In den Augen vieler Krebse und Insekten wandert das Pigment unter dem Einfluß des Lichtes: bei starker Belichtung umscheidet es die Facettenglieder in ihrer ganzen Länge und fängt die von den Nachbarkegeln kommenden Strahlen ab (Fig. 28 A); bei geringer Belichtung zieht es sich zwischen die Kristallkegel zurück (Fig. 28 B) und macht den Zwischenraum zwischen ihnen und den Rhabdomen frei für die konvergierenden Strahlenbündel (vgl. Schema Fig. 27). So erzeugen diese Augen bei heller Beleuchtung Appositionsbilder, bei schwacher Beleuchtung die lichtstärkeren Superpositionsbilder: es ist also verhütet, daß bei Lichtfülle die Rhabdome durch übergroße Lichtmengen zu stark in Anspruch genommen werden. Im Auge vieler Tiefseekrebse, deren dunkle Umgebung nur durch das verhältnismäßig spärliche Licht der phosphoreszierenden Tiefseebewohner unterbrochen wird, befindet sich das Pigment stets zwischen den Kristallkegeln: sie erzeugen nur Superpositionsbilder [Chun[4]), Doflein[5])].

Beim Entwerfen der Superpositionsbilder stellen die Cornealinsen und Kristallkegel des ganzen Auges funktionell eine Einheit vor, ebenso wie die Rhabdome eine davon unabhängige Einheit bilden. Diese Unabhängigkeit findet bei manchen Formen auch morphologisch ihren Ausdruck darin, daß die Zahl der Linsen und Kegel durch Rückbildung vermindert wird gegenüber der Zahl der Rhabdome, mit der sie, dem Aufbau des zusammengesetzten Auges entsprechend, ursprünglich gleich ist (Fig. 29 im Abschnitt *fa*). Facettenglieder lassen sich an dem Auge dann nicht mehr unterscheiden; ihre ursprüngliche Zahl wird nur noch durch die Zahl der Rhabdome angegeben. Eine verminderte Anzahl großer Linsen und Kristallkegel wirkt als einheitlicher Lichtbrechungsapparat und entwirft das Bild; ihnen gegenüber stehen, an Zahl überwiegend, die Rhabdome und

bilden eine einheitliche Netzhaut, die das Bild rezipiert. So ist aus der Kombination zahlreicher Einzelaugen wieder ein einheitliches Sehorgan geworden. Mit diesen sonderbaren Bildungen haben uns Chuns[4]) Untersuchungen an Schizopoden der Tiefsee bekannt gemacht.

Exner[6]) legt bei der Unterscheidung der Augen für Appositions- und Superpositionsbilder besonderen Wert darauf, daß die letzteren besonders zum Sehen von Bewegungen geeignet seien, weil in ihnen Zerstreuungskreise entstehen. Die Zerstreuungskreise in den Superpositionsaugen läßt er auf verschiedene Weise zustande kommen: 1. dadurch, daß in den Facettengliedern die distal vom Rhabdom gelegenen dünnen Abschnitte der Sehzellen (vgl. Fig. 28) durch die sie passierenden konvergierenden Strahlen (vgl. Fig. 27) erregt werden (S. 93 f.); 2. dadurch, daß diese auf dem distalen Ende des Rhabdoms zur Vereinigung kommenden Strahlen in ihrer Verlängerung die Nachbarrhabdome treffen (S. 182 ff.). Die erste Annahme wird dadurch hinfällig, daß in den distalen dünnen Abschnitten der Sehzellen in den Superpositionsaugen rezipierende Elemente nicht nachweisbar sind. Die zweite Annahme beschränkt Exner selbst durch seine Bemerkung, daß „die Rhabdome das gefangene Licht festhalten", d. h. daß sie es durch totale Reflexion hindern, wieder aus ihnen herauszutreten. Ich möchte noch hinzufügen, daß die Rhabdome gegen seitlich eindringendes Licht, das nicht von ihrem Ende her in sie gelangt, sehr häufig durch Pigment, in vielen Fällen auch durch umgebende Tracheenbündel geschützt sind, so in den in Fig. 28 abgebildeten Facettengliedern von Eulen, z. B. *Plusia gamma*. — Aber auch bei Appositionsaugen nimmt Exner Zerstreuungskreise an (S. 186 ff.): er meint sie, neben gewissen Beobachtungen an abgekappten Augen, auch aus der Annahme ableiten zu müssen, daß sich

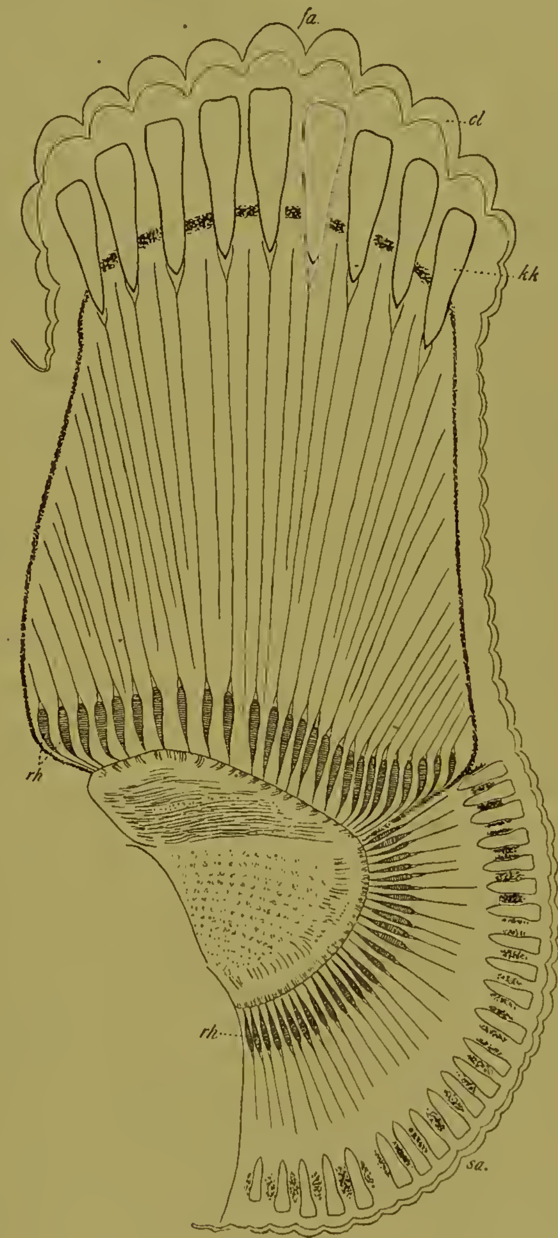


Fig. 29.
Facettenauge eines Tiefseeschizopoden (*Stylocheiron mastigophorum*), nach Chun. *fa* Frontauge; *sa* Seitenauge; *cl* Cornealinse; *kk* Kristallkegel; *rh* Rhabdom.

die Sehfelder benachbarter Facettenglieder nicht genau an einander anschließen und ergänzen, sondern sich mit ihren Randpartien decken. Dies mag bei unvollkommeneren Facettenaugen der Fall sein. Wenn aber im Superpositionsauge das Brechvermögen der Kristallkegel so genau abgestimmt ist, daß ein derartig scharfes Netzhautbild zustande kommt, wie Exner es im Mikrophotogramm festgehalten hat, so ist es auch denkbar, daß in hochentwickelten Appositionsaugen durch Abstimmung der Kristallkegel eine genaue Ergänzung der benachbarten Einzelsehfelder eintritt. —

Betreffs der Wirkung der Zerstreuungskreise muß ich mich den Bemerkungen von Franz[8]) über Exners Theorie anschließen. Franz führt aus, daß Zerstreungskreise das Bewegungssehen nicht direkt begünstigen, sondern daß bei der durch sie bewirkten Herabsetzung des Sehvermögens das Formensehen viel mehr zurücktritt als das Sehen von Bewegungen. Das Auftreten von Zerstreuungskreisen dürfte demnach keinen Vorzug für ein Auge bedingen gegenüber einem anderen, bei dem ceteris paribus keine solchen auftreten; sie sind höchstens ein notwendiges Übel, das mit in den Kauf genommen wird zugunsten anderer Vorteile, z. B. größerer Lichtstärke.

Unsere Aufmerksamkeit nehmen schließlich noch jene Fälle in Anspruch, wo Sehorgane von verschiedener Einrichtung und Leistung nebeneinander bei dem gleichen Tiere vorkommen. Wir haben da zwischen zwei Möglichkeiten zu unterscheiden, die übrigens nicht scharf gegensätzlich sind: dies Nebeneinander kann entweder historisch oder funktionell begründet sein. Historisch begründet nenne ich es dann, wenn ein Sehorgan von geringerer Leistungsfähigkeit, das den Vorfahren diente und vielleicht auch bei der Larve noch von Wichtigkeit ist, beim fertigen Tier neben einem neu erworbenen vollkommneren Sehorgan fortbesteht. Es ist noch vorhanden, weil es einst da war; natürlich ist es phylogenetisch stets das ältere der beiderlei Sehorgane. Bei vielen Krebsen, und zwar nicht bloß bei niedrig organisierten, sondern selbst bei Schizopoden, Stomatopoden und Dekapoden, besteht neben dem Facettenauge noch der Komplex von drei Stirnozellen fort, den die Naupliuslarve besitzt und der bei den Copepoden auch für das fertige Tier das einzige Sehorgan bleibt. Oder bei *Branchiomma* und den verwandten Kiemenwürmern existieren neben den zahlreichen Kiemenocellen (vgl. oben S. 15) auch noch ein paar Grubenocelle am Kopf, wie sie bei anderen Röhrenwürmern (*Chaetopterus* u. a.) als einziges Sehorgan vorhanden sind. Eine gewisse Hilfsleistung des älteren Sehorgans mag auch hier bestehen[1]); sie ist aber wahrscheinlich verschwindend gering neben dem Hauptsehorgan.

1) Es ist z. B. wohl anzunehmen, daß die Kopfocelle von *Branchiomma* stellvertretend eintreten müssen, wenn die Kiemenkrone und damit die daraufstehenden Ocelle in

Anders dort, wo das Nebeneinander von verschiedenartigen Sehorganen sich funktionell erklärt. Dann sind diese Sehorgane von gleicher Wichtigkeit für das Tier. Sie ergänzen sich in ihren Leistungen, etwa derart, daß das Sehfeld der einen eine Lücke in dem der anderen ausfüllt, oder daß die einen Sehorgane dem Nahe-, die anderen dem Fernsehen dienen, oder die einen für Sehen bei geringer, die anderen bei starker Beleuchtung eingerichtet sind. Eine Ergänzung des Sehfeldes wird z. B. bei manchen Wirbeltieren durch das Parietalauge bewirkt, das, nach neueren Untersuchungen, bei Neunaugen und manchen Reptilien als völlig funktionsfähig anzusehen ist. Von den acht Augen der Spinnen sind zwei so gebaut, daß die lichtrezipierenden Elemente von der Linse weiter abliegen als bei den anderen; sie scheinen für die Nähe eingestellt, während die übrigen sechs dem Sehen ferner Objekte dienen dürften.

Bei vielen Insekten sind neben den Facettenaugen noch drei Stirnocelle (Stemmata) vorhanden. Sie sind wahrscheinlich mit den drei Stirnocellen der Krebse, dem sog. Naupliusauge, vergleichbar und von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt. Denn sie entstehen durch Auswanderung der Sehzellen aus der Epidermis, wie wir es für jene ebenfalls annehmen müssen. Bei den niedrigsten Insekten, den Collembola, liegen die Sehzellen der Stirnocelle zeitlebens im Parenchym unter der Epidermis, wie bei den Krebsocellen; erst bei den höheren Insekten vollzieht sich die pseudoepitheliale Anordnung der Sehzellen in den Ocellen. So erscheint ihr Vorhandensein also historisch begründet. Sehr strittig ist aber die Frage, ob die Stirnocelle neben den Facettenaugen eine funktionelle Bedeutung haben, und welcher Art diese sein könnte. Von mancher Seite ist ihnen überhaupt jegliche Funktion abgesprochen, von anderen ist diese als sehr gering hingestellt. Wer den Bau der Stirnocelle kennt, der kann sie unmöglich für rudimentäre Organe ansehen; denn sie zeigen eine so überaus große Mannigfaltigkeit in ihren Einrichtungen, daß

Verlust geraten sind. Diese ist den Angriffen mancher Fische, wie *Blennius*, ausgesetzt, und besitzt eine große Regenerationsfähigkeit. Die Regeneration der Kiemenocelle geht, wie mir Versuche an *Branchiomma* gezeigt haben, auch dann in jeder Beziehung vollkommen vor sich, wenn man den dieser Organe beraubten Wurm in völliger Dunkelheit hält.

man mit Notwendigkeit zu der Auffassung gedrängt wird, sie seien in jedem Fall an bestimmte Bedingungen angepaßt. Allerdings spricht schon die viel geringere Zahl der Sehzellen gegenüber den Facettenaugen dafür, daß sie in ihrer Bedeutung hinter diesen weit zurückstehen.

Es gibt viele Insekten, denen Stirnocelle fehlen; aber gerade die Auswahl derer, bei denen sie vorkommen, spricht für ihre funktionelle Bedeutung. Wenn man von den Geradflüglern im engeren Sinne absieht, sind es nur fliegende Insekten, denen Stirnocelle zukommen, wenn sie auch nicht bei allen Fliegern vorhanden sind. Daß ihr Vorkommnn wirklich mit der Flugbewegung in gewissem Zusammenhang steht, ergibt sich deutlich daraus, daß sie innerhalb einer und derselben Art den fliegenden Individuen zukommen, den nichtfliegenden aber fehlen. So hat bei dem Feigeninsekt *(Blastophaga grossorum)* das geflügelte Weibchen drei Stirnocelle, dem ungeflügelten Männchen fehlen sie. Umgekehrt ist die Bienenameise *(Mutilla)* im weiblichen Geschlecht ungeflügelt und dementsprechend fehlen hier dem Weibchen die Stirnocelle, während das geflügelte Männchen sie hat. Unter den Ameisen besitzen die geflügelten Männchen und Weibchen Stirnocelle, die ungeflügelten Arbeiter dagegen haben, von ganz wenigen Ausnahmen[1]) abgesehen, keine. Bei den Blattläusen, wo innerhalb derselben Art ungeflügelte Generationen mit geflügelten abwechseln, sind die geflügelten Formen in beiden Geschlechtern mit Stirnocellen versehen; den ungeflügelten fehlen sie. — Neben diesen bindenden Beweisen mag noch darauf hingewiesen werden, daß in vielen Insektenfamilien und Ordnungen die fliegenden Arten Stirnocelle besitzen, die ungeflügelten nicht; so bei den Psociden, Thysanopteren, Panorpiden. Allerdings gibt es andre Ordnungen, in denen die geflügelten Arten teils mit Stirnocellen versehen sind, teils solche vermissen lassen, wie Köcherfliegen und Fliegen.

Da die Stirnocelle höchst wahrscheinlich Erbstücke von den Vorfahren der Insekten sind, so dürfen wir annehmen, daß sie da, wo

1) „Indessen sehen wir die Ocelle auftreten bei den Ameisenarbeitern mit deutlicherem Sehen, deren zusammgesetzte Augen besser ausgebildet sind wie bei *Gigantiops*, *Polyergus*, *Pseudomyrma*". Forel[7]) 2me partie S. 28.

sie fehlen, zurückgebildet sind. Sie haben sich außer bei den primitiveren Insektenformen, wie den Orthopteren im engeren Sinne, nur dort erhalten, wo sie neben den Facettenaugen noch eine funktionelle Bedeutung beanspruchen konnten. Daß dies insbesondere bei fliegenden Formen geschehen ist, kann nicht wundernehmen, da diese weit reichere Orientierungsmittel brauchen und auch die Facettenaugen bei ihnen im allgemeinen besser ausgebildet sind als bei den nicht fliegenden; hat doch z. B. das geflügelte Männchen des Leuchtkäferchens *(Lampyris noctiluca)* 2600, das ungeflügelte Weibchen dagegen nur 700 Facettenglieder [Leinemann[17])]. Aber auch hier konnten sie, beispielsweise durch starke Ausbildung des Riechvermögens, überflüssig gemacht werden, wie bei fast allen Käfern und den meisten Schmetterlingen. Es braucht allerdings nicht in allen Fällen genau dieselbe Verrichtung zu sein, die den Ocellen obliegt; hier mag der eine, dort ein anderer Grund für ihre Erhaltung maßgebend gewesen sein.

Das alles gibt uns aber zunächst nur den einen Anhaltspunkt, daß Stirnocelle und Facettenaugen einander ergänzen, aber keine Auskunft darüber, wie beide nebeneinander arbeiten. An eine Ergänzung der Sehfelder ist nicht zu denken; denn gerade nach der Stirnseite zu ist eine Lücke in den Sehfeldern der Facettenaugen meist nicht vorhanden. Forel[7]) hat mit Rücksicht auf die Verteilung der Ocelle angenommen, daß sie zum Sehen in schwachem Licht gebraucht werden; seine Begründung erscheint mir nicht gerade stichhaltig; denn Ocelle kommen vielfach bei Insekten vor, die im Halbdunkel gar nicht zu sehen brauchen, wie Libellen oder Fliegen. Doch eine andere Erwägung zwingt mich, ihm darin Recht zu geben, daß Ocelle für Sehen in schwachem Licht geeigneter sind als Facettenaugen, wenigstens soweit diese nicht für Superpositionsbilder eingerichtet sind: das ist ihre größere Lichtstärke. In den Ocellen werden durch die viel größere Linse auf eine Sehzelle weit zahlreichere Strahlen von einem leuchtenden Punkt vereinigt, als bei einem Appositionsauge durch die kleine Cornealinse zum Rhabdom des betreffenden Facettengliedes gelangen.

Dies ist aber keineswegs überall die besondere Aufgabe der Stirnocelle. Zuweilen sind sie an ganz besondere Einzelleistungen angepaßt, so an eine gewisse Art von Entfernungssehen, wie ich das oben (S. 23) für die Ocelle von Libellen und Fliegen (*Helophilus*) darzulegen suchte. Die häufigste Ansicht geht dahin, daß sie zum deutlichen Sehen naher Gegenstände dienen; dagegen möchte ich eher vermuten, und zwar gerade wegen ihrer größeren Lichtstärke, daß sie besser als die Facettenaugen geeignet sind, Einzelheiten an entfernteren Gegenständen zu erkennen. Doch müßte, um eine solche Behauptung mit Sicherheit aufstellen zu können, zunächst einmal eine optische Auswertung der Linsen vorgenommen werden[1]).

Eine Nebenfunktion dürfte den Ocellen noch überall zukommen, wo sie bei fliegenden Insekten vorhanden sind: eine Beziehung zur Orientierung über die jeweilige Körperhaltung beim Fluge und damit zur Erhaltung des Gleichgewichts. Die Achsen der beiden seitlichen Ocelle sind schräg gegen den Himmel gerichtet, und bei Veränderung der Körperlage wird ihnen statt des hellen Himmels der

---

1) Réaumur (21, Bd. V[1], S. 363) schreibt über die Bedeutung der Stirnaugen bei den Bienen: „Ähnliche Versuche wie die, die ich an den Netzaugen gemacht habe, haben mir bewiesen, daß die kleinen Augen der Bienen, die glatten Augen, ihnen auch dazu dienen, sich zurecht zu finden. Ich habe diese Augen oder, was dasselbe ist, die Hinterseite des Kopfes bei mehr als 20 Bienen lackiert, die ich dann in Freiheit gesetzt habe, drei bis vier Schritte von ihrem Stock; keine wußte ihn zu finden oder schien ihn zu suchen. Sie sind nach allen Seiten auf die Pflanzen geflogen und sind nicht weit geflogen. Auch schienen sie das Fliegen nicht schwer zu nehmen. Aber ich habe unter ihnen keine gesehen, die sich in die Luft erhoben hätte, wie es diejenigen tun, deren Netzaugen lackiert worden sind."

Dem gegenüber geht die Auffassung neuerer Forscher, wie Forel, v. Buttel u. a. dahin, daß die Stirnocelle für das Wegfinden den Bienen entbehrlich sind. Ich konnte mich von der Richtigkeit dieser Ansicht durch Versuche überzeugen, die ich zusammen mit Herrn cand. rer. nat. E. Linck an dessen Bienenstöcken ausgeführt habe. Wir benutzten dabei Bienen, die mit Tracht an das verschlossene Flugloch des Stockes kamen, die also wahrscheinlich, auch wenn sie fortgenommen wurden, die Tendenz hatten, nach dem Stocke zu fliegen. Vier Schritte vom Stock entfernt wurden sie losgelassen, nachdem ihnen zuvor die Stirnocelle verschmiert waren mit Damarharz, dem Kienruß beigemischt war. Sie flogen zunächst in anderer Richtung ab, fanden sich aber bald, spätestens nach einer Viertelstunde, am Flugloch ein. So kamen von sieben Bienen fünf an ihr Ziel; zwei davon wurden sogar zu wiederholten Malen fortgenommen. Da es ein Oktobernachmittag war, so ist wohl zu vermuten, daß die zwei fehlenden irgendwo in kühlen Schatten geraten und dort erstarrt waren. Von den Bienen aber, denen wir die Facettenaugen verstrichen, fand sich, soweit sie überhaupt zum Abflug zu bewegen waren, keine einzige zu ihrem Stock zurück.

dunkle Horizont erscheinen, so daß sie solche Veränderungen dem Tiere wirklich signalisieren könnten. Gerade die Verbreitung der Ocelle bei den fliegenden Insekten, deren ungeflügelte Artgenossen sie vermissen lassen, findet allein durch diese Annahme einige Aufklärung: eine Ameisenarbeiterin z. B. würde Sehorgane zum Sehen im Halbdunkel notwendiger brauchen als Männchen und Weibchen, weil sie sich im Bau weit mehr hin- und herbewegt; und die Weibchen von *Mutilla* müssen zur Unterbringung ihrer Eier in dunkle Hummel- und Bienennester eindringen, nicht aber die mit Ocellen ausgestatteten geflügelten Männchen. Allerdings fehlen die Stirnocelle ja manchen Fliegern; aber sie sind wohl auch nicht die einzigen Sinnesorgane, die zur Gleichgewichtserhaltung Beziehungen haben. Bei Käfern außerdem können sie fehlen, da hier die ausgestreckten Flügeldecken den Flug stabiler machen; bei Nachtschmetterlingen sind sie wegen des Flugs in der Dunkelheit zu solcher Funktion vielleicht weniger geeignet.

Es sind nur wenige Prinzipien des Aufbaus und der Zusammenordnung, die uns bei den Sehorganen der Tiere immer wieder begegnen. Durch zwei Arten der optischen Isolierung, mittelst Pigments und mittelst Linsen, wird die Lichtsonderung bewirkt, die es ermöglicht, mit den einfach hell-dunkel reizbaren Sehzellen ein Richtungs- und Entfernungssehen und als vollkommenste Leistung ein Bildsehen zu erreichen. Es ist behauptet worden, daß die Natur hier erschöpfend gearbeitet habe und daß alle nur denkbaren physikalischen Möglichkeiten des Bildsehens in den tierischen Sehorganen auch ihre Verwirklichung gefunden hätten; das ist nach unseren jetzigen Kenntnissen nicht zutreffend. Aber die Ausnutzung der gegebenen Möglichkeiten bis aufs äußerste, die endlose Variierung einzelner weniger Grundpläne, das Hervortreten neuer und überraschender Leistungen durch leichtes Abändern schon vorhandener Einrichtungen, kurz die bewunderungswürdige Vielseitigkeit bei aller Beschränkung, das ist es, was auch hier den denkenden Menschengeist überrascht und in begeisterte Bewunderung versetzt, die mit jedem Fortschritt unserer Erkenntnis immer noch vertieft wird.

Literaturnachweis.

1) Th. Beer, A. Bethe u. J. v. Uexküll, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems, in Biol. Zentralblatt, 1899, Bd. XIX, S. 517—521, oder Zool. Anz. Bd. XXII, S. 275—280.

2) O. Bütschli, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln, in Festschrift des naturhist.-mediz. Vereins zu Heidelberg 1886.

3) H. v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, S. 93 ff. Leipzig 1903.

4) C. Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen, in Bibliotheca Zoologica, Heft 19, Stuttgart 1896.

5) F. Doflein, Brachyura, in Wissenschaftl. Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, hg. v. C. Chun, Bd. VI, Jena 1904.

6) S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Wien 1891.

7) A. Forel. Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes, in Rivista di Scienze biologiche, Tome II u. III, Como 1900—1901.

8) V. Franz, Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges, in Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XL, S. 761, 1905.

9) Ders., Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges, in Biolog. Zentralblatt. Bd. 27, S. 271—280 u. 341—351, 1907.

10) H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.

11) P. Grützner, Über das Sehen der Insekten, in Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, 63. Jahrg., S. 86, 1907.

12) E. Hertel, Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen, in Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. VI, S. 44—70, 1906.

13) R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren.
- I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXI, S. 393—419.
- II. Die Augen der Plathelminthen, ebenda, Bd. LXII, S. 527—582, 1896.
- III. Die Sehorgane der Hirodineen, ebenda, Bd. LXII, S. 671—787, 1897.
- IV. Die Sehorgane des Amphioxus, ebenda, Bd. LXIII, S. 456—464, 1898.
- V. Die Augen der polychaeten Anneliden, ebenda Bd. LXV, S. 446—516.
- VI. Die Augen einiger Mollusken, ebenda, Bd. LXVIII, S. 379—477.
- VII. Von den Arthropoden-Augen, ebenda, Bd. LXX, S. 347—473.
- VIII. Weitere Tatsachen, Allgemeines, ebenda, Bd. LXXII, S. 565—656.

14) Ders., Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere, in Zool. Jahrbücher, Suppl. VII, S. 471—518, 1904.

15) E. Jänichen, Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges, in Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXII, S. 250—288, 1896.

16) H. Joseph, Über eigentümliche Zellstrukturen im Zentralnervensystem von Amphioxus, in Verh. der Anat. Gesellschaft, 18. Vers., 1904, S. 16—26.
17) K. Leinemann, Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Diss. Münster (Hildesheim), 1904.
18) J. Müller, Zur vergleichenden Physiologic des Gesichtssinns, Leipz. 1826.
19) W. A. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896.
20) B. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina, in Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Jahrg. 1891, S. 367—372.
21) R. A. F. de Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des insects. Amsterdam 1734—42, Tome V, 1. Teil, S. 363.
22) M. Schultze, Über die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren, in Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, Bonn 1869.
23) Gr. Smith, The Eyes of certain Pulmonate Gasteropods, with special Reference to the Neurofibrillae of Limax maximus, in Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 1906, Vol. XLVIII, S. 233—283.
24) J. v. Uexküll, Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen II. Der Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus* in Zeitschr. f. Biologie, 1897, Bd. XXXIV, S. 319—339.
25) Ders., Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel, ebenda 1900, Bd. XL, S. 447—476.
26) C. Zimmer, Die Facettenaugen der Ephemeriden, in Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXIII, S. 236—262.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.